

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКИЙ АКАДЕМИИ НАУК (ИПЭЭ РАН)



На правах рукописи

Дгебуадзе Полина Юрьевна

**СИМБИОЗ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА EULIMIDAE И
ИГЛОКОЖИХ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
АДАПТАЦИИ**

Специальность 1.5.16 – Гидробиология (Биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2026

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)

Официальные оппоненты: **Андрей Владимирович Адрианов**, академик РАН, д.б.н., заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных биологического факультета ФГБОУ ВО МГУ им. М.В. Ломоносова

Андрей Викторович Гебрук, д.б.н., заведующий лабораторией донной фауны океана ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Михаил Иванович Гладышев, член-корреспондент РАН, д.б.н., заведующий лабораторией экспериментальной гидроэкологии обособленного подразделения Институт биофизики ФГБУН ФИЦ Красноярский научный центр СО РАН

Ведущая организация: **ФГБУН Зоологический институт РАН** (г. Санкт-Петербург)

Защита диссертации состоится « 16 » февраля 2027 года в ____ час. ____ минут на заседании диссертационного совета №24.1.109.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел./факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: <https://.sev-in.ru> и на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: <https://vak.gisnauka.ru/>.

Автореферат разослан « ____ » _____ 20 ____ г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
к.б.н.



Елена Александровна
Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Симбиотические сообщества распространены повсеместно. Термин «симбиоз» впервые предложил в 1877 году немецкий ботаник А.Б. Франк для описания сожительства гриба и водоросли в лишайниках. Два года спустя его коллега Г.А. де Бари расширил это понятие до широкого научного определения, обозначающего любое совместное проживание организмов разных видов (de Bary, 1879, цит. по Oulhen *et al.*, 2016). В настоящее время симбиоз рассматривается в широком смысле и включает комменсализм, мутуализм и паразитизм (Бритаев, 1989; Oulhen *et al.*, 2016; Martin, Britayev, 1998). Симбиотические взаимодействия являются одной из ключевых форм межорганизменных взаимоотношений в наземных и водных экосистемах. В донных морских экосистемах формируются разнообразные трофические и топические связи между симбиотическими организмами. В качестве хозяев для симбионтов чаще всего выступают малоподвижные, структурно сложные формы, такие как губки и кишечнополостные (в частности, мадрепоровые кораллы) (Stella *et al.*, 2011; Glynn, Enochs, 2011). Среди одиночных беспозвоночных важную роль хозяев также играют иглокожие, которые благодаря малой подвижности и широкому распространению часто являются хозяевами для других организмов. В настоящее время описано более 800 видов симбионтов иглокожих из различных таксонов, включая простейших, кишечнополостных, гребневиков, турбеллярий, нематод, многощетинковых червей, ракообразных, брюхоногих моллюсков, офиур и рыб (Jangoux, 1990; Eeckhaut *et al.*, 2004). Большинство этих групп включает как свободноживущие, так и симбиотические формы, однако отряд Myzostomida из многощетинковых червей и семейство Eulimidae из брюхоногих моллюсков представлены исключительно симбионтами (Warén, 1983; Summers, Rouse, 2014). Мизостомиды включают около 170 видов облигатных симбионтов иглокожих и черных кораллов и вне хозяина существовать не способны (Summers, Rouse, 2014). Большее разнообразие образа жизни брюхоногих моллюсков выявлено и в пределах семейства Eulimidae. Семейство включает около 1000 видов и является одним из крупнейших в классе Gastropoda, и остается слабо изученным во многих регионах Мирового океана (Bouchet, Warén, 1986; Takano, Kano, 2014; Warén, 1983a; MolluscaBase). Эулимиды имеют широкое распространение от арктических до тропических вод, и ассоциированы со всеми современными классами иглокожих. В их пределах представлены как экто-, так и эндосимбиотические формы, различающиеся степенью морфофункциональной специализации: от видов, сохраняющих признаки свободноживущих моллюсков и прикрепляющихся к хозяину хоботом, до форм, проникающих в ткани и утрачивающих большинство органов, за исключением репродуктивной системы (Warén, 1983; Takano, Kano, 2014; Goto *et al.*, 2012).

Иглокожие, насчитывающие около 7000 видов (WoRMS), играют значимую роль в морских экосистемах и могут выступать не только как субстрат, но и как источник питания для симбионтов. Разнообразие стратегий взаимодействия делает эулимид удобным объектом для изучения механизмов адаптаций животных к симбиотическому образу жизни. Очевидно, что наряду с морфологическими изменениями у них должны происходить изменения физиологии и поведения, однако эти аспекты ранее практически не рассматривались (Takano, Kimura, Kano, 2020; Takano, Kohtsuka, Okanishi, 2024). Большинство работ ограничивалось таксономией без анализа экологических и функциональных особенностей симбиоза. Кроме того, для многих видов экто-симбиотических эулимид хозяева неизвестны. Между тем изучение симбиотических систем важно для понимания структуры и функционирования бентосных сообществ, а также эволюции брюхоногих моллюсков, поскольку отражает уровни морфофизиологической специализации и направления диверсификации.

Район Индо-Вест Пацифики является центром биоразнообразия морской фауны, с наибольшим видовым разнообразием в прибрежных водах Индонезии, Филиппин и Папуа-Новой Гвинеи ("коралловом треугольнике") (Briggs, 2005; Hoeksema, 2007; Carpenter *et al.*, 2011). Видовое разнообразие морских животных многих акваторий, непосредственно окружающих "коралловый треугольник", исследовано фрагментарно. К такому району относится и побережье Вьетнама. Исследования фауны свободноживущих брюхоногих моллюсков (на примере некоторых семейств) показали, что по видовому богатству залив Нячанг, расположенный в Южном Вьетнаме, не уступает хорошо исследованным Филиппинам и Новой Каледонии (Kantor *et al.*, 2012). Подобные исследования фауны различных групп иглокожих также подтвердили высокое видовое богатство этой акватории (Mekhova, 2012; Antokhina *et al.*, 2012). При этом до сих пор фауна ряда групп брюхоногих моллюсков и их возможные симбиотические связи остаются недостаточно изученными в водах Вьетнама при высоком уровне общего разнообразия и значительной роли симбиотических ассоциаций в донных экосистемах. Все это вызвало необходимость проведения широкого спектра исследований адаптаций брюхоногих моллюсков-симбионтов к взаимодействиям с иглокожими с помощью морфологических, молекулярно-генетических и биохимических методов.

Цель данной работы – выявить и систематизировать морфологические, эколого-биохимические и поведенческие адаптации в симбиотических ассоциациях морских животных на примере иглокожих и брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae.

Для достижения данной цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) установить видовой состав симбиотических ассоциаций иглокожих и брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae побережья Вьетнама;

- 2) определить основные типы взаимодействий симбиотических ассоциаций иглокожих и брюхоногих моллюсков;
- 3) охарактеризовать морфологические, эколого-биохимические и поведенческие адаптации брюхоногих моллюсков к жизни в симбиозе;
- 4) проанализировать трофические взаимодействия моллюсков-симбионтов и их хозяев.

Научная новизна. В водах Вьетнама выявлено 33 вида брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae, 31 из которых зарегистрированы впервые (4 вида описаны как новые для науки), а для 20 впервые установлены их хозяева. Молекулярно-генетический анализ показал, что генетически близкие виды Eulimidae специализированы к симбиозу с определенными классами иглокожих. Впервые все разнообразие жизненных стратегий брюхоногих моллюсков формализовано в виде четырех жизненных форм: факультативные и облигатные эктосимбионты, галлообразующие виды и эндосимбионты. Впервые для представителей семейства Eulimidae получены данные по жирнокислотному составу тканей и проведено сравнение с составом липидов в тканях их хозяев-иглокожих. Впервые показано, что липидный состав тканей моллюсков-симбионтов и их хозяев демонстрирует различия в метаболизме, свидетельствующие о биохимических адаптациях Eulimidae к симбиозу. Обнаруженные различия в путях перехода от линолевой к арахидоновой кислоте у моллюсков-симбионтов и их хозяев указывают на более активные метаболические процессы у эулимид по сравнению с их хозяевами, что подтверждает адаптации к симбиозу на биохимическом уровне. Впервые с помощью анализа стабильных изотопов и жирных кислот установлены реальные трофические связи моллюсков-симбионтов и их хозяев. Данный метод подтвердил наличие у моллюсков разных стратегий питания: факультативные эктосимбионты захватывают пищевые частицы с поверхности тела хозяина, облигатные питаются его жировыми тканями, а галлообразующие виды поглощают питательные вещества из целомической полости. Впервые экспериментально выявлены поведенческие механизмы поиска и выбора хозяина у факультативных эктосимбионтов, при этом выявлена слабая специфичность при распознавании хозяина.

Положения, выносимые на защиту:

1. Установлено высокое ранее недооцененное разнообразие симбиотических связей Eulimidae с иглокожими тропических морей, включая впервые обнаруженные ассоциации со всеми современными классами иглокожих.
2. Симбиоз у Eulimidae представлен непрерывным рядом жизненных форм – от факультативного эктосимбиоза до высокоспециализированного эндосимбиоза, отражающих последовательное усиление морфофизиологической и поведенческой специализации к хозяину.
3. Эволюция симбиотических связей Eulimidae сопряжена со специализацией к определенным таксономическим группам иглокожих и сопровождается

направленными преобразованиями переднего отдела пищеварительной системы брюхоногих моллюсков.

4. Жизненные формы Eulimidae различаются трофической специализацией, отражающей последовательный переход от использования пищевых частиц с поверхности хозяина к потреблению его тканей и целомической жидкости.
5. Липидные и жирнокислотные характеристики Eulimidae представляют собой комплекс биохимических адаптаций к симбиотическому образу жизни и отражают более высокий уровень метаболической активности моллюсков по сравнению с хозяевами-иглокожими.

Теоретическое и практическое значения работы. Полученные результаты расширяют современные представления о таксономическом разнообразии, филогенетических связях и особенностях распространения представителей одного из наиболее богатых видами семейств морских брюхоногих моллюсков. Новые сведения об экологии симбиотических брюхоногих моллюсков могут быть применимы для исследований закономерностей других симбиотических ассоциаций между морскими организмами. Результаты анализа липидного состава тканей моллюсков-симбионтов и их хозяев существенно расширяют понимание биологических процессов межорганизменного взаимодействия в симбиотических системах. Данные по трофическим взаимодействиям моллюсков-симбионтов и их хозяев вносят вклад в понимание функционирования пищевых сетей водных экосистем. Результаты исследования имеют практическую ценность для мониторинга состояния морских донных экосистем, оценки их продуктивности и разработки мер по сохранению биоразнообразия. Представленные материалы и полученные обобщения также могут быть востребованы в образовательной практике, в частности при разработке и проведении учебных курсов, посвященных гидробиологии, зоологии беспозвоночных, экологии и эволюционным процессам.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены на научных конференциях и семинарах: молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции» (Москва, 2012, 2014); XI Съезде Гидробиологического общества при РАН (Красноярск, 2014); IV Международной молодежной научной конференции «Экология – 2011» (Архангельск, 2011); 7ом Международном Конгрессе Симбиотического Общества (7th International Symbiosis Society Congress) (Краков, Польша, 2012); V Всероссийском с международным участием медико-биологическом Конгрессе молодых ученых «Симбиоз-Россия Тверь-2012» (Тверь, 2012); Всемирном Малакологическом Конгрессе (Понта-Дельгада, Португалия, 2013); 49-ом Европейском симпозиуме по морской биологии (49th European Marine Biology Symposium) (Санкт-Петербург, 2014); 15ой Международной конференции по иглокожим (15th International Echinoderm Conference) (Плайя дель Кармен, Мексика, 2015); 8ом

Международном Конгрессе Симбиотического Общества (8th International Symbiosis Society Congress) (Лиссабон, Португалия, 2015); Второй Всероссийской конференции по иглокожим (Москва, 2015); 9ой Европейской конференции по иглокожим (9th European Conference on Echinoderms) (Сопот, Польша, 2016); Международной конференции Young Biologists Science Week (Петрозаводск, 2017); 4ом Международном конгрессе по морфологии беспозвоночных (4th International Congress on Invertebrate Morphology) (Москва, 2017); 10ой Европейской конференции по иглокожим (10th European Conference on Echinoderms) (Москва, 2019); VIII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование: MARESEDU – 2019 (Москва, 2019); семинаре лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2020); III конференция по иглокожим (Москва, 2023); 13-ом Съезде гидробиологического общества при РАН (Архангельск, 2024); Второй международной научной конференции «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун» (Архангельск, 2024); отчетных докладах в Совместном Российско-Вьетнамском тропическом центре (Нячанг, Вьетнам, 2011-2014, 2016, 2019); а также на совместных коллоквиумах лаборатории поведения низших позвоночных и лаборатории морфологии и экологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН.

Личный вклад автора. Автором лично сформулированы цель и задачи исследования, спланированы и проведены лабораторные эксперименты, выполнена молекулярно-генетическая часть, подготовлены и обработаны пробы для изотопного и жирнокислотного анализов. В период с 2008 по 2025 гг. автором выполнены полевые экспедиционные исследования, проведена апробация полученных результатов, подготовлены и сделаны доклады на научных конференциях и публикации по теме диссертационной работы.

Соответствие паспорту научной специальности 1.5.16. «Гидробиология». Диссертационная работа соответствует Паспорту специальности в части направлений исследования 1, 2, 4 и 5.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 41 печатная работа, в том числе 20 – в журналах, включенных в перечень ВАК РФ (15 – в зарубежных журналах, индексируемых в Web of Science и Scopus), 21 – в материалах конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Основной текст изложен на 249 страницах, включая 6 таблиц и 38 рисунков. В приложение вынесено включает 9 таблиц и 1 рисунок. Список литературы содержит 368 источника, из них 337 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своим учителям и наставникам – акад. РАН Д.С. Павлову, д.б.н. Ю.И. Кантору и д.б.н. Т.А. Бритаеву – за постоянную помощь, поддержку и ценные советы на всех этапах работы, а также д.б.н. В.Н. Михееву – за помощь в осмыслении и обсуждении полученных материалов. Автор

благодарит дирекции и сотрудников Российско-Вьетнамского Тропического центра за возможность проведения полевых исследований и сбора материала, к.б.н. С.С. Звонареву – за помощь в анализе молекулярно-генетических данных. Признательность выражается члену-корреспонденту РАН А.В. Тиуну, сотрудникам лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии ИПЭЭ РАН, а также к.б.н. А.К. Залоте (ИО РАН) за помощь в обработке проб для анализа стабильных изотопов и интерпретации полученных данных. Автор благодарит акад. РАН Н.Н. Немову, д.б.н. С.А. Мурзину и сотрудников лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН за помощь в освоении методик жирнокислотного анализа; к.б.н. А.А. Саидову (МГУ), к.б.н. Д.М. Саидову (МГУ) и В.И. Кроленко (ИПЭЭ РАН) – за помощь в получении и обработке гистологических данных. Отдельная благодарность Т.И. Антохиной, Ю.В. Деарту и всему коллективу лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН за содействие и поддержку, к.б.н. Е.С. Меховой – за помощь в полевых сборах, лабораторной обработке материала и обсуждении результатов, к.б.н. Н.О. Мельнику – за поддержку, конструктивные советы и помощь в визуализации данных. Автор искренне благодарит своих родных и близких за терпение, понимание и постоянную поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Симбиоз у морских животных: формы, биогеография и изученность (литературный обзор)

Данная глава состоит из семи разделов. В разделе 1.1 рассматривается терминология и значение симбиоза в биологии. Приводится классификация форм симбиотических взаимодействий, включая паразитизм, мутуализм и комменсализм. Подчеркивается роль симбиоза как важного механизма эволюции и формирования биоразнообразия. В части 1.2 описана роль иглокожих как хозяев симбионтов. Рассматриваются особенности их анатомии и экологии, способствующие заселению различными организмами, включая моллюсков, полихет и ракообразных. Отмечается недостаточная изученность влияния этих взаимоотношений на экосистему. В разделе 1.3 обсуждается разнообразие жизненных форм брюхоногих моллюсков и их симбиотические связи с другими животными. Рассматриваются примеры перехода моллюсков к паразитизму, а также адаптации к различным формам симбиоза. В разделе 1.4 представлена характеристика семейства Eulimidae, его морфологические особенности и филогенетическая история. Освещены основные этапы исследований данной группы, включая современные молекулярно-генетические подходы к изучению их систематики и эволюции. Для многих районов Мирового океана фауна эулимид некоторых регионов до сих пор слабо изучена (Warén, 1983; Lorenz, 2005). По мировой базе данных моллюсков (MolluscaBase) эта группа насчитывает около 1000 видов из 105 родов ныне живущих брюхоногих моллюсков,

широко распространенных по всему Мировому океану. Большинство видов эулимид, для которых известны хозяева, отмечены в ассоциациях с морскими ежами и голотуриями (17 и 16 родов, соответственно). Офиуры известны в качестве хозяев для представителей 14 родов эулимид, морские звезды – для 9 родов, а морские лилии – для 7 родов. На настоящий момент для 26 родов хозяева до сих пор неизвестны. Для двух родов в качестве хозяев описаны кишечнополостные, для одного – эхиуриды и для одного – кораллы. Первые находки, относимые к семейству Eulimidae, были обнаружены в юрских отложениях, а в палеоцене и эоцене фауна эулимид становится более многочисленной и разнообразной (Warén, 1983). Эулимиды демонстрируют очень большое разнообразие в способе паразитизма и еще большую морфологическую вариабельность, которая является результатом их необычного образа жизни. Кроме того, в этом разделе приведена общая информация о морфологии, строении пищеварительной системы, размножении и развитии, половых стратегиях, адаптациях к симбиозу (что известно из литературы) и истории исследования семейства. В разделе 1.5 рассматриваются особенности взаимодействия эулимид с иглокожими-хозяевами. Описаны стратегии прикрепления моллюсков к хозяевам, механизмы питания и степень их специализации к различным классам иглокожих. В заключительной части 1.6 рассматривается изученность прибрежных районов Вьетнама с точки зрения биоразнообразия симбиотических моллюсков. Подчеркивается недостаточная исследованность фауны Eulimidae в этом регионе и необходимость использования широкого набора современных подходов и методов.

Глава 2. Материалы и методы

Поскольку изучение различных адаптаций, формирующихся у моллюсков в связи с симбиотическим образом жизни, требует использования широкого спектра различных методов для решения задач, поставленных в начале работы, Глава 2 была методологически разделена на несколько подразделов.

В разделе 2.1 приведена информация о месте сбора материала. Сбор материала проводился с 2011 по 2025 гг. в нескольких районах Южно-Китайского моря (Вьетнам), в основном в заливе Нячанг (Рис. 1). Все подводные исследования проводились на глубинах от 0 до 35 метров с помощью легкого водолазного снаряжения. Хозяева-иглокожие под водой были помещены в индивидуальные зип-пакеты для предотвращения потери симбионтов и затем подняты на борт судна, где с них были сделаны смывы с помощью морской воды. В дальнейшем животных транспортировали в лабораторию для проведения экспериментов или дальнейшей фиксации. Иглокожие и моллюски-симбионты были зафиксированы 70% спиртом для определения и морфологического анализа, 96% - для молекулярно-генетического и биохимического анализа, заморожены – для изотопного анализа. Для определения брюхоногих моллюсков и измерения размеров раковины был использован бинокулярный микроскоп Olympus SZ51.

Общий объем обработанного материала составляет около 3000 экземпляров моллюсков и 2000 экземпляров 20 видов иглокожих-хозяев.

Раздел 2.2 представляет собой описание методики молекулярно-генетических исследований. Для выявления родственных связей у обнаруженных видов эулимид были проанализированы последовательности участка гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI). ДНК была выделена на колонках с помощью набора реагентов Thermo Scientific на базе лабораторий ИПЭЭ РАН. Продукты амплификации исследуемого гена были получены с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием универсальных праймеров для COI (Folmer et al., 1994):

LCO1490 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3' H-8229

CO2198 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3' 8505

Полученные последовательности участков гена COI (около 650 п.н.) использовали для реконструкции филогенетических отношений между исследуемыми видами семейства Eulimidae. В качестве аутгруппы был взят вид *Vanikoro helicoidea* (GB№AB930487) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). Из генетического банка также были взяты последовательности COI всех представленных там видов семейства Eulimidae.

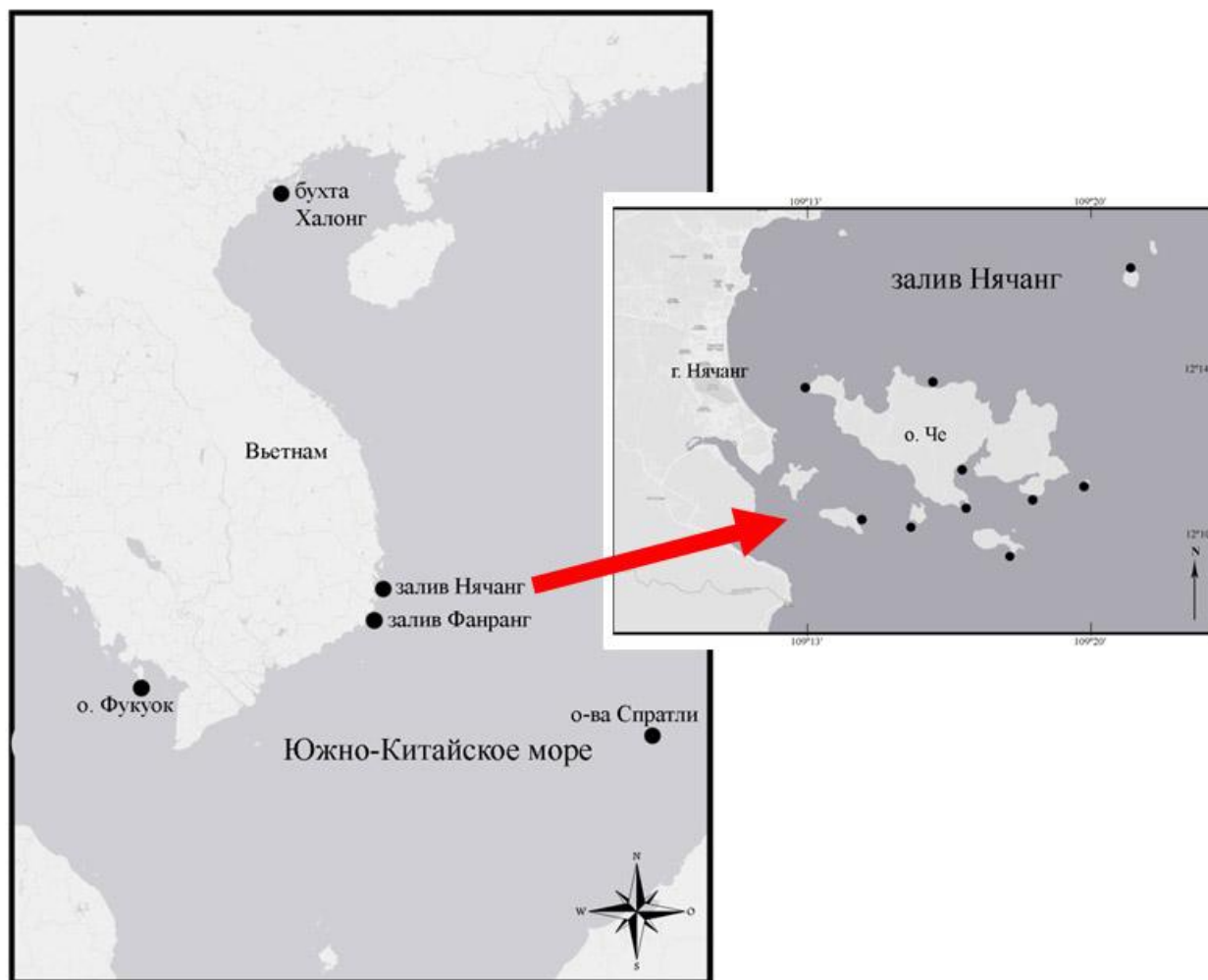


Рисунок 1. Карта-схема мест сбора материала.

В разделе 2.3 приведено описание методик гистологического, изотопного и биохимического анализов.

Гистологическое исследование. Подготовка и анализ гистологических препаратов были проведены на базе кафедры цитологии и гистологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Был исследован передний отдел пищеварительной системы трех видов эулимид, обладающих разной степенью взаимодействия с хозяевами: факультативных эктосимбионтов представителей рода *Melanella*, облигатных эктосимбионтов *Thyca crystallina* и галлообразующих моллюсков *Stilifer variabilis*. Образцы были зафиксированы в растворе Буэна не протяжении 24 часов, а затем трижды промыты в 70% растворе этанола, обезвожены в возрастающих концентрациях спиртов и толуоле и заключены в парафино-гистомиксную смесь (Бiovитрум, Россия). Серийные срезы выполнены во фронтальной и сагиттальной проекциях с интервалом 5 мкм на микротоме Leica RM 2245 и окрашены гематоксилин-эозином. Исследование полученных срезов проводилось на микроскопе Leica DM1000 с камерой Leica ICC50 HD при увеличениях $\times 10$ и $\times 100$. Изображения были обработаны с помощью программы Adobe Photoshop (Adobe Systems, США).

Изотопный анализ. Для изучения трофических связей эулимид разных жизненных форм с их хозяевами проведён анализ стабильных изотопов углерода и азота. Проанализированы ткани факультативных симбионтов (*Annulobalcis wareni* с *Comaster nobilis*, *Peasistilifer nitidula* с *Holothuria atra*), облигатных эктосимбионтов (*Echineulima mittrei* с *Diadema setosum*) и галлообразователей (*Stilifer utinomii*, *S. variabilis* с *Culcita novaeguineae* и *Linckia laevigata*). Всего исследовано 70 проб тканей симбионтов и их хозяев. Специально отобранные пробы тканей моллюсков и их хозяев зафиксированы 96% этиловым спиртом или заморожены и транспортированы в Москву для дальнейшей обработки. В лабораторных условиях на базе ИПЭЭ РАН пробы были высушены до постоянного веса в течение 5–7 дней при 80°C, перетерты в порошок в ступке и упакованы в оловянную фольгу (по 300-500 микрограмм). Часть проб, содержащие кальциевые фрагменты (мелкие пробы моллюсков с голотурий и морских лилий, а также стенка тела голотурий) были предварительно обработаны раствором соляной кислоты, а затем высушены и перетерты. Подготовленные навески были обработаны в масс-спектрометре Thermo Delta V Plus в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН. Полученное соотношение стабильных изотопов ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) было представлено в тысячных долях (δ , ‰) отклонения от международных стандартов (VPDB для $\delta^{13}\text{C}$ и атмосферный N_2 для $\delta^{15}\text{N}$). Аналитическая погрешность определения изотопного состава (SD при анализе лабораторного стандарта, $n=6-8$) не превышала 0.2‰. Для представления результатов использовались средние для видов значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N} \pm$ стандартное отклонение.

Значения $\delta^{13}\text{C}$ с массовым отношением C/N более 4 были скорректированы на концентрацию липидов с помощью математического уравнения, предложенного Постом с соавторами (Post et al., 2007).

Жирнокислотный анализ. Биохимический анализ выполнен на базе лаборатории экологической биохимии Института биологии КарНЦ РАН (г. Петрозаводск). В полевых условиях каждая проба (ткани хозяев и симбионтов) взвешивалась, фиксировалась 96% этанолом и хранилась в охлаждённом состоянии. Экстракция липидов проводилась по методу Фолча (Folch, 1957). Всего проанализировано 123 пробы: 76 – симбионтов (42 облигатных и 34 галлообразователей) и 47 – хозяев.

Разделение общих липидов на классы было проведено методом тонкослойной хроматографии. Определение жирно-кислотного профиля липидов было проведено методом газожидкостной хроматографии. Выделенные липиды подвергались прямому метанолизу. Полученные метиловые эфиры жирных кислот были разделены на хроматографе «Хроматэк-Кристалл-5000.2» с ДАЖ-2М (дозатор автоматический жидкостный) (ЗАО «Хроматэк», Россия). Идентификация жирных кислот была осуществлена путем сравнения хроматографических подвижностей, имеющих на хроматограмме пиков с таковыми для стандартных метиловых эфиров жирных кислот (Sigma Aldrich, США). Расчеты количества вещества в пробе были проведены с использованием формул, согласно данным калибровочных кривых, для построения которых были использованы стандарты веществ. Статистический анализ проведен с использованием пакета Excel.

В разделе 2.4 приведено описание лабораторных экспериментов с моллюсками-симбионтами и их хозяевами, выполненных с целью изучения поведенческих адаптаций. Для выявления специфичности реакции распознавания хозяев симбионтами были проведены лабораторные эксперименты с использованием Y-трубки. Подобные тесты по хеморецепции были выполнены для трех видов моллюсков с морских лилий: *Annulobalcis albus*, *Annulobalcis vinarius* и морфологически близкородственным ему *Annulobalcis maculatus*. В дистальные части Y-лабиринта подавалась вода (чистая или из аквариумов, где длительное время содержались морские лилии). Примерно в середину одинарной части трубку подсаживался моллюск. Время проведения каждого опыта составляло 15 минут. Если за этот период времени симбионт оставался неподвижным или не выползал на пределы одинарной части трубки, то опыт считался «нулевым». Всего было проведено 118 серий экспериментов (40 для *Annulobalcis albus*, 35 для *Annulobalcis vinarius* и 25 для *Annulobalcis maculatus*).

Методы математической обработки данных, примененные в настоящей работе, приведены в разделе 2.5. Статистический анализ результатов экспериментов проведен с использованием свойств биномиального распределения. В качестве нулевой гипотезы мы

приняли равновероятное количество исходов выбора хозяина и выбора чистой морской воды, предположив, что метаболиты морских лилий не влияют на моллюсков. Вероятность (P) рассчитывали следующим образом:

$$P = \frac{N!}{a!(N-a)!} \left(\frac{1}{2}\right)^N, \text{ где, } a - \text{исходы эксперимента, } N - \text{количество испытаний.}$$

Результат отсутствия равновероятного исхода принято считать значимым, если соответствующая вероятность не превышает 5%, и «высоко значимым», если соответствующая вероятность не превышает 1% (Тейлор, 1985). Анализ достоверности результатов экспериментов был проведен с помощью метода Хи-квадрата в программе Past.

Глава 3. Фауна брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae в водах Вьетнама

В разделе 3.1 приведена информация о видовом составе моллюсков-эулимид, обнаруженных в ходе многолетних исследований в водах Вьетнама. В тексте диссертационной работы приведена краткая морфологическая и экологическая информация обо всех найденных видах с указанием точек обнаружения в исследуемом районе.

3.1 Видовой состав брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae в исследованном регионе

На настоящий момент в водах Вьетнама фауна эулимид насчитывает 47 видов, относящихся к 21 роду. Большинство обнаруженных видов ассоциированы с голотуриями. К сожалению, в наших исследованиях не было обнаружено ни одного эндосимбиотического вида эулимид. Всего в ходе исследований фауны иглокожих и их симбионтов в водах южного Вьетнама обнаружено 33 вида брюхоногих моллюсков из семейства Eulimidae: 6 видов на морских звездах, 9 видов на морских лилиях, 4 вида на голотуриях, 11 видов на морских ежах и 3 вида на офиурах, для некоторых из которых хозяева встречены впервые (Табл. 1). По литературным данным в Южно-Китайском море было отмечено 16 видов эулимид (см. таблицу 1), из которых лишь для пяти были известны хозяева. Наибольшее видовое разнообразие отмечалось в роде *Melanella*, насчитывавшем восемь видов. Вместе с тем таксономическое положение ряда представителей этого рода остается дискуссионным, что указывает на необходимость его дополнительной ревизии.

В разделе 3.2 представлены результаты молекулярно-филогенетического анализа некоторых видов эулимид, обнаруженных в водах Вьетнама.

Таблица 1. Список видов эулимид, обнаруженных в Южно-Китайском море.

№№	Вид моллюска	Вид хозяина	Источник
1	<i>Amamibalcis kawamurai</i> Kuroda & T. Habe, 1950	Хозяин неизвестен	Thach, 2005
2	<i>Annulobalcis albus</i> Dgebuadze et al., 2012	Морские лилии	Наши данные
3	<i>Annulobalcis maculatus</i> Dgebuadze et al., 2012	Морские лилии	Наши данные
4	<i>Annulobalcis vinarius</i> Dgebuadze et al., 2012	Морские лилии	Наши данные
5	<i>Annulobalcis wareni</i> Dgebuadze et al., 2012	Морские лилии	Наши данные
6	<i>Curveulima</i> sp.	Морские лилии	Наши данные
7	<i>Echineulima mittrei</i> «А» (Petit de la Saussaye, 1851)	Морские ежи	Наши данные
8	<i>Echineulima mittrei</i> «В» (Petit de la Saussaye, 1851)	Морские ежи	Наши данные
9	<i>Eulima bivittata</i> (A. Adams & Reeve, 1853)	Хозяин неизвестен	Hylleberg, Kilburn, 2003
10	<i>Fusceulima</i> sp.	Морские лилии	Наши данные
11	Genus A (« <i>Annulobalcis</i> -подобные»)	Морские лилии	Наши данные
12	Genus B (« <i>Goodingia</i> -подобные-1»)	Морские лилии	Наши данные
13	Genus C (« <i>Goodingia</i> -подобные-2»)	Морские лилии	Наши данные
14	<i>Hypermastus acutus</i> (G. B. Sowerby I, 1834)	Хозяин неизвестен	Hylleberg, Kilburn, 2003
15	<i>Hypermastus araeosomae</i> T. Habe, 1992	Хозяин неизвестен	Thach, 2007
16	<i>Hypermastus mucronatus</i> (G.B. Sowerby II, 1866)	Хозяин неизвестен	Hylleberg, Kilburn, 2003
17	<i>Hypermastus</i> sp.	Морские ежи	Наши данные
18	<i>Melanella</i> aff. <i>aciculata</i> (Pease, 1861)	Голотурии	Lyskin, Britaev, 2005
19	<i>Melanella bovicornu</i> (Pilsbry, 1905)	Хозяин неизвестен	Thach, 2007
20	<i>Melanella flexuosa</i> (A. Adams, 1853)	Хозяин неизвестен	Thach, 2007
21	<i>Melanella candida</i> (Marrat, 1880)	Голотурии	Thach, 2005
22	<i>Melanella kuronamako</i> (Habe, 1952)	Голотурии	Thach, 2005
23	<i>Melanella major</i> (G.B. Sowerby I, 1834)	Хозяин неизвестен	Hylleberg, Kilburn, 2003
24	<i>Melanella martini</i> (A. Adams, 1854)	Хозяин неизвестен	Hylleberg, Kilburn, 2003
25	<i>Melanella</i> cf. <i>yamazii</i> (Habe, 1952)	Голотурии	Наши данные
26	<i>Melanella</i> sp. 1	Голотурии	Наши данные
27	<i>Melanella</i> sp. 2	Голотурии	Наши данные
28	<i>Melanella</i> sp. 3	Голотурии	Наши данные
29	<i>Nanobalcis</i> sp.	Морские ежи	Наши данные
30	<i>Niso brunnea</i> (G.B. Sowerby I, 1834)	Хозяин неизвестен	Hylleberg, Kilburn, 2003
31	<i>Niso matsumotoi</i> Kuroda & Habe, 1961	Хозяин неизвестен	Thach, 2005
32	<i>Parvioris australiensis</i> Warén, 1981	Морские звезды	Наши данные

33	<i>Peasistilifer nitidula</i> (Pease, 1861)	Голотурии	Наши данные
34	<i>Pulicicochlea</i> cf. <i>calamaris</i> Ponder & Gooding, 1978	Морские ежи	Наши данные
35	<i>Pulicicochlea fusca</i> Ponder & Gooding, 1978	Морские ежи	Наши данные
36	<i>Pyramidelloides</i> sp.	Офиуры	Наши данные
37	<i>Sticteulima</i> sp.	Офиуры	Наши данные
38	<i>Stilapex zebra</i> T. Habe, 1976	Офиуры	Наши данные
39	<i>Stilifer utinomii</i> T. Habe, 1951	Морские звезды	Наши данные
40	<i>Stilifer variabilis</i> O. Boettger, 1893	Морские звезды	Наши данные, Thach, 2007
41	<i>Thyca crystallina</i> (A.A. Gould, 1846)	Морские звезды	Наши данные, Thach, 2007
42	<i>Thyca ectoconcha</i> P. Sarasin & F. Sarasin, 1887	Морские звезды	Наши данные
43	<i>Thyca nardoafrianti</i> (T. Habe, 1976)	Морские звезды	Наши данные
44	<i>Vitreobalcis tripneusticola</i> H. Matsuda & Nagasawa, 2019	Морские ежи	Наши данные
45	<i>Vitreobalcis</i> sp.	Морские ежи	Наши данные
46	<i>Vitreolina</i> sp. 1	Морские ежи	Наши данные
47	<i>Vitreolina</i> sp. 2	Морские ежи	Наши данные

В разделе 3.2 представлены результаты молекулярно-филогенетического анализа некоторых видов эулимид, обнаруженных в водах Вьетнама.

3.2 Молекулярно-филогенетический анализ

Поскольку большинство исследований мировой фауны моллюсков-эулимид сводилось к описанию новых видов, опираясь лишь на данные бедной морфологии раковины, в настоящее время применение современных методов молекулярной генетики видится необходимым для решения вопросов родства и родственных связей между отдельными видами. Кроме того, интересным представляется вопрос наличия или отсутствия родственных связей на генетическом уровне у моллюсков, обнаруженных на представителях одного класса иглокожих, а также у симбионтов, ведущих схожий образ жизни. Можно предположить существование внутренних коррелятов – видов, связанных с определенными группами хозяев и обладающих сходными экологическими адаптациями. Для проверки этих гипотез был проведен молекулярно-генетический анализ обнаруженных видов эулимид в водах Вьетнама. Для решения данных задач и попытки ответить на вышестоящие вопросы был проведен молекулярно-филогенетический анализ всех пригодных экземпляров обнаруженных видов эулимид в водах Вьетнама.

Построенное на основе последовательностей гена CO1 филогенетическое дерево выявило несколько случаев немонофилии традиционно выделяемых родов (рис. 2). В частности, представители родов *Annulobalcis* и *Goodingia* не образуют самостоятельных монофилетических клад, что требует дальнейшего изучения с привлечением дополнительных генетических маркеров. Симбионты морских лилий распределяются

между несколькими хорошо поддержанными кластерами, отражая независимые эволюционные линии, ассоциированные с этим классом иглокожих. Симбионты морских звезд также представлены несколькими обособленными кладами, включающими представителей родов *Thyca*, *Stilifer* и *Asterophila*, большинство из которых характеризуются высокой статистической поддержкой. Последовательности *Asterophila*, полученные из Генбанка, формируют самостоятельную кладу. Данные по симбионтам голотурий пока ограничены, однако представители *Melanella* распределены по нескольким удаленным ветвям дерева, что может свидетельствовать о немонофилии рода и существовании комплекса близких видов. Симбионты морских ежей не образуют единой эволюционной линии: лишь представители *Vitreolina* формируют умеренно поддерживаемую кладу, тогда как остальные виды располагаются в различных частях дерева. Симбионты офиур также демонстрируют тенденцию к формированию отдельной группы, однако имеющийся объем данных пока недостаточен для окончательных филогенетических выводов.

В целом полученные результаты позволяют предположить, что экологическая специализация эулимид по различным классам иглокожих является более консервативным признаком, чем современные границы некоторых родов. Анализ по гену COI также подтверждает гипотезу о том, что предковые представители семейства Eulimidae были подвижными эктосимбионтами, а переход к прикрепленному и галлообразующему образу жизни происходил неоднократно и независимо в различных филогенетических линиях. Это свидетельствует о том, что разнообразие жизненных форм эулимид сформировалось в результате независимых адаптаций к различным хозяевам и экологическим нишам. Дальнейшее использование дополнительных молекулярных маркеров в сочетании с морфологическими данными позволит уточнить филогенетические связи внутри семейства, происхождение различных жизненных форм и механизмы эволюции симбиотических отношений с иглокожими.

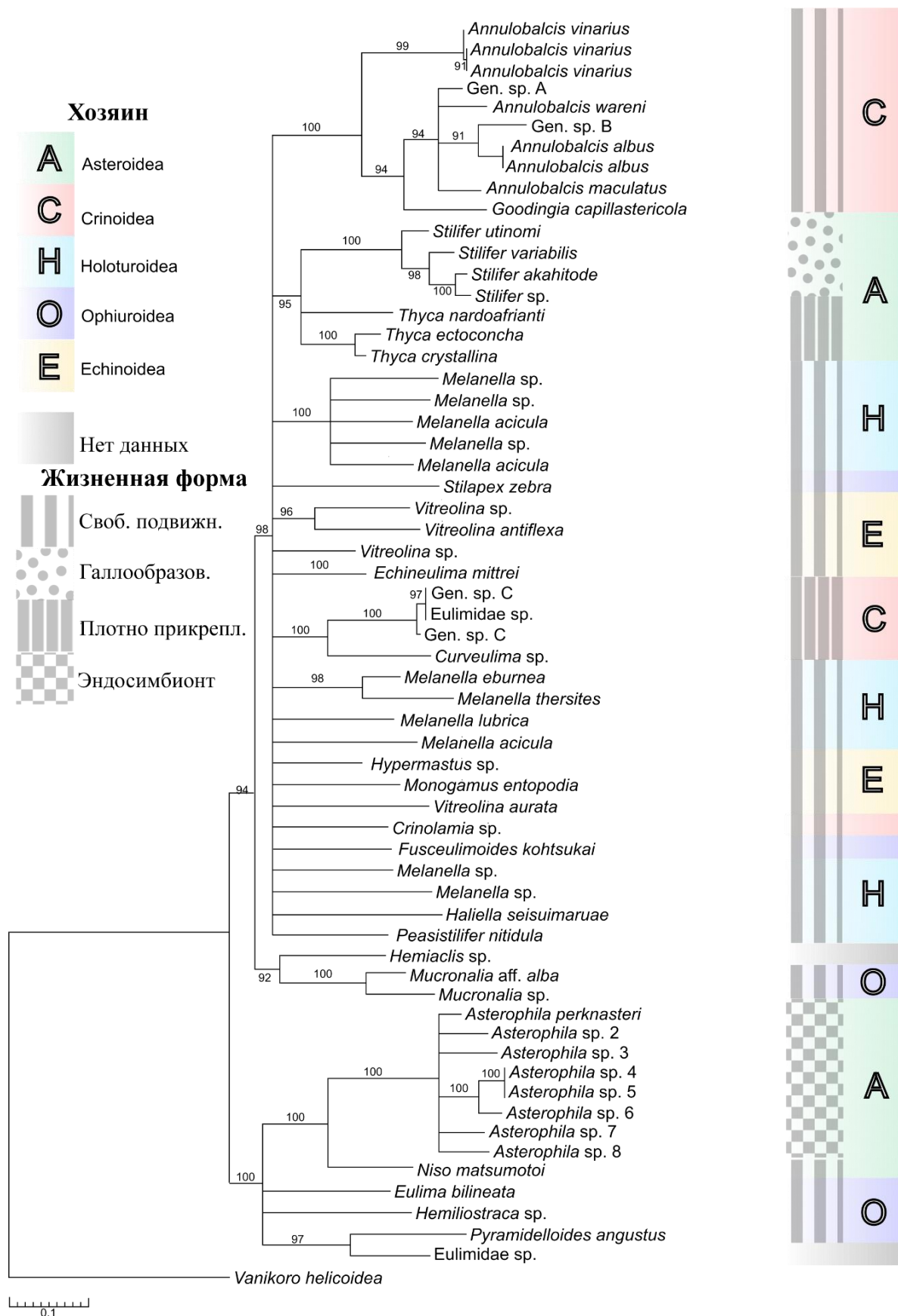


Рисунок 2. Филогенетическое дерево различных представителей семейства Eulimidae, построенное на основе последовательностей участка гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI). Использован Байесовский метод построения дерева с апостериорными вероятностями в качестве поддержки ветвей.

3.3 Фауна исследованных иглокожих-хозяев эулимид

В данном разделе в основном тексте работы представлена краткая характеристика фауны иглокожих-хозяев, на которых были обнаружены эулимиды, с указанием таксономического состава на уровне семейств, с акцентом на их морфологические особенности, экологические предпочтения и географическое распространение. Как было отмечено ранее, на морских лилиях обнаружено 9 видов эулимид, на морских ежах – 10, на морских звездах – 6, на голотуриях – 8, на офиурах – 3 (Табл. 1).

Глава 4. Жизненные формы в исследуемой группе брюхоногих моллюсков

Анализ литературы показал, что взаимодействия симбиотических брюхоногих моллюсков с их хозяевами остаются недостаточно изученными. Большинство ранее опубликованных работ ограничиваются обзорами видового состава, лишь частично затрагивая информацию о хозяевах и локализации моллюсков. Проведенное исследование морфологических, экологических и поведенческих особенностей позволило впервые выделить несколько типов жизненных форм эулимид.

В разделах 4.1–4.2 приведены описания выделяемых жизненных форм в семействе Eulimidae, а также приведены виды, принадлежащие к той или иной форме.

4.1 Факультативные эктосимбионты

К этой группе симбиотических ассоциаций относятся виды эулимид, которые способны на длительное время покидать поверхность тела хозяина и свободно перемещаться в окружающей среде, сохраняя свою жизнеспособность. У видов, являющихся факультативными симбионтами, сохраняются все морфологические признаки свободно живущих брюхоногих моллюсков. Никаких редукций, ни увеличений отдельных систем органов в ущерб другим, как по литературным источникам, так и в настоящей работе выявлено не было. Вероятнее всего, эти виды симбионтов используют поверхность тела хозяина как временное убежище, не причиняют ему никакого вреда и лишь добывают пищу с его поверхности.

В настоящей работе в водах Вьетнама факультативные симбионты были обнаружены на представителях всех классов иглокожих, в основном на морских лилиях, голотуриях и офиурах (Рис. 3). При этом, как будет подробно описано далее, симбионты морских лилий предпочитали нижнюю сторону тела хозяина и в единичных случаях были обнаружены на руках и в области висцеральной массы морской лилии, а эулимиды с офиуры, наоборот, были найдены на руках или верхней стороне диска хозяина. Симбионты голотурий, как правило, встречались на верхней стороне тела хозяина, но часто образовывали скопления в районе его ротового отверстия. Очевидно, такие особенности

предпочтительной локализации связаны с активностью самого вида хозяина: мало подвижные морские лилии являются более надежным убежищем с нижней стороны тела, по сравнению с интенсивно ползающими по твердому и песчаному субстрату голотуриями и офиурами.



Рисунок 3. Факультативные симбионты, обнаруженные в данном исследовании: А – *Annulobalcis wareni* на морской лилии *Comaster nobilis*, Б – *Annulobalcis vinarius* на морской лилии *Himerometra robustipinna*, В – *Melanella* sp. на голотурии, Г – *Stilapex zebra* и *Pyramidelloides* sp. на *Ophiothrix purpurea*.

В целом, представители, для которых характерен факультативный симбиоз, по внешнему строению практически не отличаются от свободноживущих брюхоногих моллюсков: сохраняется типичная спирально закрученная раковина, развитая крышечка и пропорциональное соотношение отделов тела. Таким образом, на данном уровне взаимодействия с хозяином внешняя морфология моллюска-симбионта остается консервативной и не отражает выраженной специализации к симбиотическому образу жизни.

4.2 Облигатные симбионты

Такой тип взаимодействий подразумевает невозможность жизни симбионта вне контакта с хозяином. В данном случае возможно два варианта необходимости этой тесной связи: 1) симбионт по-прежнему способен активно перемещаться в пространстве, но уже питается тканями хозяина; 2) симбионт вне поверхности тела хозяина не способен вновь его заселить и быстро погибает. По топическим предпочтениям эулимид этого типа можно разделить на три группы: экто-, мезо- и эндосимбионтов.

4.2.1 Эктосимбиотические (плотно прикрепленные) виды

К этой группе относятся виды, которые с виду ничем не отличаются от факультативных эктосимбионтов, за исключением питания тканями хозяина. В настоящем исследовании в ассоциациях с морскими ежами *Diadema setosum* был найден лишь один вид эулимид (*Echineulima mittrei*) (Рис. 4А). По литературным источникам не удалось найти полноценной информации о типе питания данного вида симбионтов, но настоящее исследование подтвердило предположение о питании исключительно тканями хозяина (подробнее в разделе «6.2 Исследование трофических связей с использованием метода анализа стабильных изотопов углерода и азота»). При этом есть данные, полученные при наблюдении за иглокожими в аквариумах, позволяющие говорить об активности симбионтов вне тесной связи с хозяином. Моллюски самостоятельно покидали морского ежа и свободно перемещались по стенкам аквариума, сохраняя свою жизнеспособность на протяжении нескольких дней.



Рисунок 4. Облигатные эктосимбиотические эулимиды, обнаруженные в данной работе: А – *Echineulima mittrei* на морском еже *Diadema setosum*, Б – *Thyca crystallina* на морской звезде *Linckia laevigata*.

Кроме того, к этой группе симбионтов относятся виды, которые постепенно приобретают различные адаптации к более тесной связи с хозяевами. В настоящей работе такие эулимиды (два вида из рода *Thyca*) были найдены на морских звездах *Linckia laevigata* и *Nardoa frianti* (Рис. 4Б). Из морфологических особенностей следует отметить, что у этих моллюсков утрачивается крышечка, а на переднем конце тела формируется специальный прикрепительный диск, которым симбионт, как присоской, пожизненно прикрепляется к поверхности тела хозяина. При этом интересно заметить, что оба исследованных вида во взрослом состоянии всегда обнаруживаются на оральной стороне тела морских звезд-хозяев (подробно об анализе предпочтительной локализации написано далее). В ходе весенних подводных наблюдений часто попадались молодые моллюски (с высотой

раковины 1–2 мм) на аборальной стороне тела хозяев. Очевидно, личинки, оседая из планктона, занимают легко доступное место на поверхности тела хозяина, а затем, прежде чем окончательно закрепиться на нем, перемещаются в более удобное место.

По сравнению с факультативными симбионтами, облигатная форма демонстрирует первые признаки морфологической специализации во внешнем строении: утрату крышечки и формирование специализированных прикрепительных структур. При этом общий план организации тела и наличие раковины сохраняются, что свидетельствует о промежуточном характере преобразований.

4.2.2 Галлообразующие виды

К данной группе относятся эулимиды, в большей степени продвинувшиеся в сторону воздействия на хозяина. Эти виды способны формировать галлы в покровах хозяина и в настоящей работе такие моллюски (представители рода *Stilifer*) обнаружены в морских звездах (*Linckia laevigata* и *Culcita novaeguineae*) (Рис. 5). Помимо редукции крышечки, как и у представителей предыдущего типа облигатных симбионтов, у галлообразователей также преобразуется передний конец тела: хобот приобретает активную сосательную способность (об этом подробнее написано в главе 5 «Морфологические адаптации»).

Кроме того, у таких моллюсков формируется мощная капюшонообразная складка – псевдомантия – в которую моллюск полностью погружается, как в капсулу и, таким образом, не контактирует с окружающими тканями хозяев. Очевидно, что в свободном виде (вне тела хозяина) галлообразующие виды эулимид в природе не встречаются. В мировой литературе информация о встречах галлообразующий эулимид вне хозяина в природе отсутствует. Однако в разделе 5.3 ниже приведена информация об поведенческом эксперименте с участием галлообразующих эулимид.

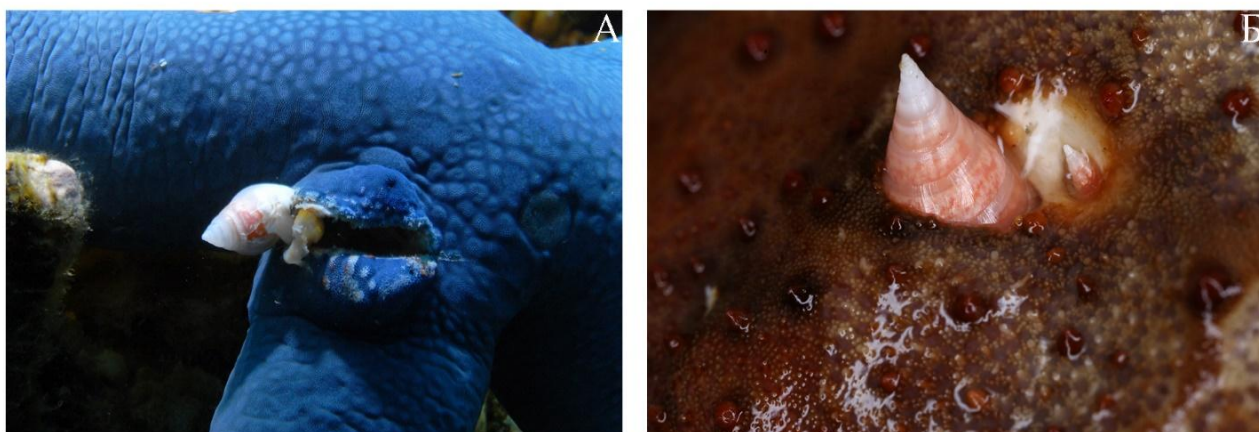


Рисунок 5. Облигатные мезосимбионты, обнаруженные в данной работе: А – вскрытый галл в поверхности тела морской звезды *Linckia laevigata* с *Stilizifer utinomii*, Б – *Stilizifer variabilis* в морской звезде *Culcita novaeguineae*.

Таким образом, внешняя морфология галлообразующих видов уже существенно отличается от таковой у факультативных и эктосимбиотических форм: тело частично редуцируется, раковина утрачивает защитное значение, а формирование псевдомантии отражает переход к более глубокой интеграции с тканями хозяина.

4.2.3 Эндосимбиотические виды

Четвертой жизненной формой у исследованного семейства брюхоногих моллюсков является эндосимбиоз. Эти моллюски максимально адаптируются к жизни внутри тела хозяина. Морфологически и анатомически взрослые особи утрачивают признаки брюхоногих моллюсков, их тело приобретает мешкообразную или червеобразную форму, пищеварительная система сильно упрощается по своему строению, а половая система, наоборот, гипертрофируется, и лишь личиночная стадия – велигер – соответствует представителям класса *Gastropoda*. В ходе данного исследования в Южно-Китайском море эндосимбиотические эулимиды обнаружены не были. Однако в мировой литературе имеются сведения об их присутствии в голотуриях и морских звездах (Рис. 6). Например, вид *Entocolax olgae* Nekhaev, 2016 был найден в голотуриях *Myriotrochus rinkii* Steenstrup, 1851 в море Лаптевых. У взрослых самок отсутствовала раковина, передняя часть тела была вытянута и заострена, кишечник слепо замкнут, а половая система занимала почти всю центральную область тела. Личинка самца была обнаружена прикрепленной в области сифона самки (Nekhaev, 2016).



Рисунок 6. Эндосимбиотические эулимиды из коллекции ЗИН РАН: А – морская звезда с галлом на луче, Б, В – содержимое галла – самка моллюска *Asterophila* sp., Г – велигеры из мешкообразной самки.

Эндопаразитизм представляет собой одну из экстремальных форм симбиоза, требующую значительных морфофункциональных преобразований. Он позволяет эулимидам успешно существовать в условиях, недоступных большинству организмов. Однако остается открытым вопрос о степени вреда, наносимого хозяину. Вероятно, в таких ассоциациях действует механизм эволюционного баланса: чрезмерное ослабление хозяина могло бы привести к гибели обоих партнеров, что делает паразитизм менее агрессивным в долгосрочной перспективе.

Эволюция эндосимбиотических эулимид демонстрирует, как паразитизм способствует глубоким морфофункциональным изменениям, обеспечивая высокую степень специализации. На сегодняшний день в семействе Eulimidae насчитывается 956 современных видов из 103 родов (MolluscaBase). Факультативные эктосимбионты составляют большинство (701 вид). Остальные формы встречаются реже: плотно прикрепленные эулимиды представлены 33 видами, галлообразующие – 35, эндосимбионты – 29. Фрагментарные данные о свободноживущем образе жизни имеются для 73 видов, что может быть связано с недостаточной изученностью или сложностью сбора. Кроме того, для 85 видов отсутствуют сведения о хозяевах или предполагаемой жизненной форме.

Таким образом, сопоставление жизненных форм в пределах семейства Eulimidae демонстрирует последовательное усиление морфологической специализации во внешнем строении – от сохранения типичного для гастропода плана организации у факультативных форм до глубокой редукции органов и утраты характерных признаков класса у эндосимбионтов.

Глава 5. Морфологические адаптации

Ранее исследования моллюсков-симбионтов проводились на ограниченном числе видов без учёта их жизненных форм. В настоящей работе морфологические адаптации эулимид рассмотрены в сравнительном аспекте с учётом степени симбиотической специализации. Особое внимание уделено строению переднего отдела пищеварительной системы как ключевого элемента взаимодействия с хозяином. Сопоставление представителей различных жизненных форм позволяет проследить направленные преобразования анатомических и гистологических структур при переходе к облигатному паразитизму.

5.1 *Melanella* sp.: признаки начальной симбиотической адаптации

Хобот *Melanella* акремболической формы разделен на четыре сегмента, выдвигается за счет повышения давления в ринхоцеле, и содержит умеренно развитый секреторный эпителий. Слюнные железы максимально редуцированы, отсутствует выраженная глотка, а

секрет выделяется непосредственно в пищевод. Биохимически секрет состоит из сульфатированных гликозаминогликанов и протеогликанов, способных вызывать временные структурные изменения в соединительной ткани хозяина без ее разрушения. Такая стратегия характерна для факультативного симбиоза или клептопаразитизма (Smith, 1984). Кроме того, изотопный анализ углерода и азота в тканях эулимида, близкородственных роду *Melanella* (*Annulobalcis wareni* и *Peasistilifer nitidula*), а также их хозяев – морских лилий и голотурий – показал, что моллюски могут получать пищевые частицы из окружающей среды. Предположительно, они перехватывают фрагменты детрита, служащие основным кормом для их иглокожих хозяев, что указывает на возможную клептопаразитическую стратегию питания.

5.2 *Thyca crystallina*: морфологическая специализация эктопаразита

У *Thyca crystallina* развивается специализированный хобот, функционально и морфологически приспособленный к паразитированию на морских звездах *Linckia laevigata*. Кроме того, выявлено наличие мышц-ретракторов, обеспечивающих частичное и асимметричное втягивание хоботка. Обнаружено полное отсутствие радулы и выраженная модификация глотки с треугольным просветом, что свидетельствует о полной трофической зависимости моллюска от хозяина. Слюнные железы данного вида моллюсков резко гипертрофированы и представлены преимущественно базофильными гранулоцитами, указывающими на ферментативное переваривание тканей хозяина. Специализированный прикрепительный диск содержит систему мышечных присосок и железистый эпителий, обеспечивающих прочную фиксацию на теле хозяина. Совокупность выявленных признаков подтверждает высокий уровень морфологической специализации *T. crystallina* в связи с переходом к облигатному паразитизму.

5.3 *Stilifer* spp.: морфологический переход к внутритканевому паразитизму

Род *Stilifer* объединяет глубоко специализированных паразитов, внедряющихся в ткани морских звезд. Хобот удлинён, лишен радулы, глотка редуцирована или представлена глоточной луковицей. Пищеварительная система упрощена, наблюдается ресничный эпителий, что предполагает питание жидкими компонентами тканей. Некоторые виды (*S. celebensis*) выделяют кислоту, растворяющую известковые структуры хозяина (Hirase, 1931; Jeffreys, 1864). Формирующие галлы в тканях хозяина, моллюски часто окружены специальной псевдомантией и демонстрируют признаки внутритканевого паразитизма. Интересно, что трофические исследования методом стабильных изотопов углерода и азота в тканях морских звезд-хозяев и двух видов галлообразующих эулимид – *Stilifer utinomii* и *Stilifer variabilis* – показали: симбионты не поедают ткани хозяина, а получают питание из его пищеварительной системы. Вероятно, удлинённый хобот представителей рода *Stilifer*

проникает в амбулакральные каналы, тесно связанные с пищеварительным трактом, что позволяет поглощать нутриенты без значительной активации иммунной защиты хозяина.

Рассматриваемые представители Eulimidae демонстрируют непрерывный эволюционный ряд, отражающий усложнение морфофизиологических адаптаций к паразитическому образу жизни. *Melanella* сохраняет черты универсализма и демонстрирует начальную переходную стратегию, *Thysa* – уже специализированный паразит, а *Stilifer* – глубоко адаптированная внутритканевая форма-галлообразователь. Анализ переднего отдела их пищеварительных систем подтверждает, что эволюция симбиоза сопровождается не только изменением образа жизни, но и последовательной перестройкой анатомических и гистологических структур.

В разделе 5.4 основного текста работы приведен сравнительный анализ морфофункциональной специализации переднего отдела пищеварительной системы представителей Eulimidae, позволивший выявить последовательный ряд преобразований, сопровождающих переход от факультативного эктосимбиоза к облигатному эктопаразитизму и далее к галлообразующему внутритканевому паразитизму. Установлено, что усиление паразитической специализации связано с редукцией радулярного аппарата, развитием и функциональной дифференциацией хобота и секреторных структур, а также формированием специализированных органов прикрепления и защитных структур. На основании полученных данных предложена рабочая модель эволюции морфофункциональной специализации переднего отдела пищеварительной системы эулимид.

Глава 6. Физиолого-биохимические адаптации

Выявление физиологических адаптаций брюхоногих моллюсков, связанных с переходом к симбиотическому образу жизни, является одной из задач данного исследования. Представители разных жизненных форм отличаются как морфологически, так и на биохимическом уровне. Исследования с использованием современных биохимических методов, позволили установить общие и специфические закономерности трофических взаимодействий между эулимидами и их иглокожими хозяевами. Ранее использовавшиеся методы обладают ограниченными возможностями для анализа и выявления адаптаций на уровне трофических связей в симбиотических системах.

В разделе 6.1 приведены результаты изотопного анализа углерода и азота в тканях нескольких видов эулимид разных жизненных форм и их хозяев.

6.1 Исследование трофических связей с использованием метода анализа стабильных изотопов углерода и азота

Изучение симбиотических сообществ невозможно без анализа трофических взаимодействий, лежащих в основе этих ассоциаций. Пищевые связи между симбионтами и их хозяевами играют ключевую роль в формировании и устойчивости таких взаимоотношений, определяя степень зависимости, тип питания и уровень специализации. Настоящий раздел посвящен исследованию трофических стратегий у представителей семейства эулимид – брюхоногих моллюсков, паразитирующих на иглокожих.

Впервые для семейства Eulimidae получены сравнительные данные по изотопному составу тканей симбионтов и их хозяев. На примере пяти видов эулимид, относящихся к различным жизненным формам (факультативные и облигатные эктосимбионты, а также два вида галлообразователей), были выявлены различия в источниках питания и степени трофической зависимости. Исследование проведено с применением метода анализа стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$), позволяющего количественно оценить характер и уровень участия симбионтов в пищевых сетях.

6.1.1 Трофические связи в системе «факультативные эктосимбионты – иглокожие-хозяева»

Метод анализа стабильных изотопов углерода и азота был применен для анализа пищевых связей между факультативными эктосимбионтами (моллюсками *Annulobalcis wareni* и *Peasistilifer nitidula*) и их хозяевами – морскими лилиями и голотуриями. Помимо мышечных тканей симбионтов исследовались различные ткани хозяев: висцеральная масса и половые пиннулы у морских лилий; водные легкие и стенка тела у голотурий.

Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ у симбионтов были ниже, чем в тканях соответствующих хозяев: на 3,4–3,9‰ у моллюсков с голотурий и на 0,9–2,6‰ – у моллюсков с морских лилий. Значения $\delta^{15}\text{N}$ различались слабо: для симбионтов с голотурий отклонение от тканей хозяев составило менее 1‰, а для симбионтов с морских лилий – до 2‰, что указывает на схожее трофическое положение (Рис. 7).

Анализ морфологических особенностей и литературные данные (Queiroz et al., 2011; Will, 2009) указывают на наличие у *Annulobalcis wareni* и *Peasistilifer nitidula* хоботов, способных к проникновению в покровы хозяев. Однако в ходе полевых наблюдений повреждений тканей иглокожих выявлено не было, что позволяет предположить отсутствие тканевого питания. Это также подтверждается изотопными результатами: если бы симбионты питались тканями хозяев, значения $\delta^{15}\text{N}$ были бы заметно выше.

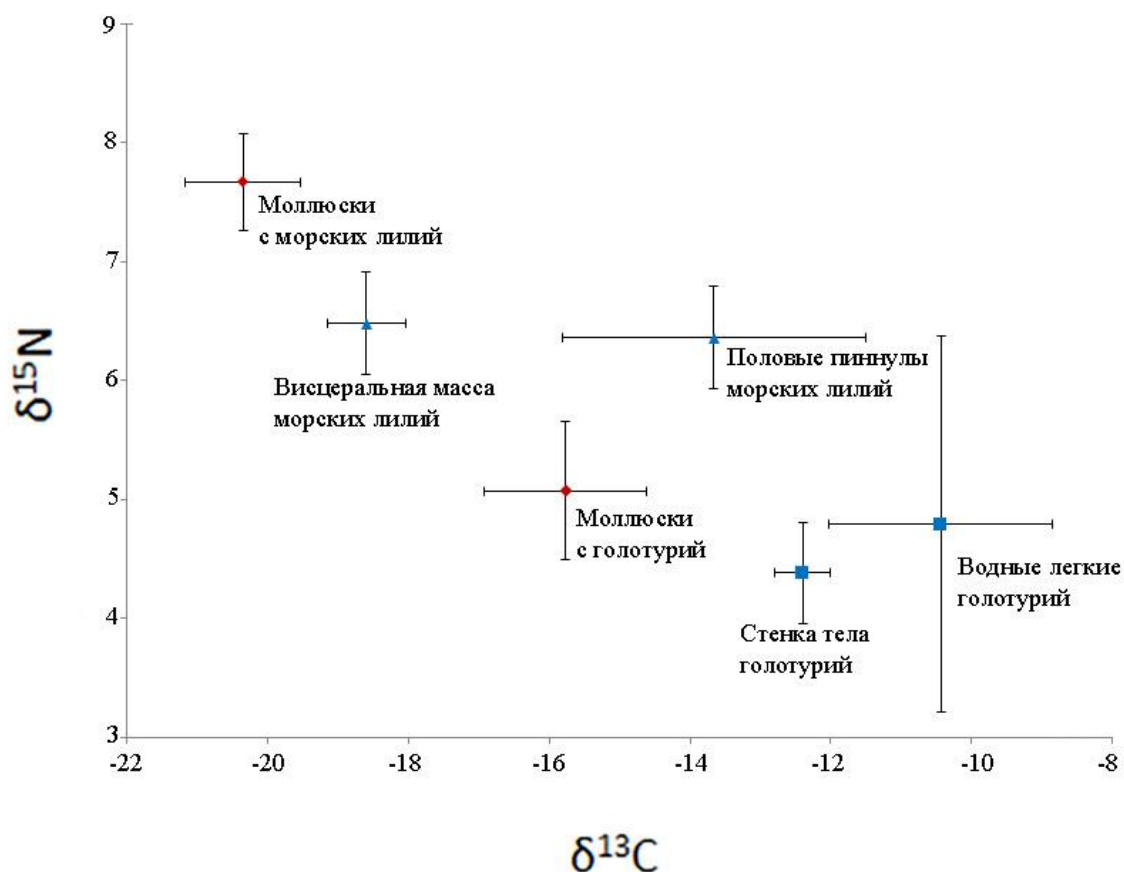


Рисунок 7. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ различных тканей хозяев и их факультативных эктосимбионтов. Отклонения: стандартная ошибка среднего (SEM).

Таким образом, *Annulobalcis wareni* не потребляет висцеральную массу и половые пиннулы морских лилий, а *Peasistilifer nitidula* – стенку тела и водные легкие голотурий. Незначительное перекрытие изотопных эллипсов между симбионтами и тканями хозяев свидетельствует о наличии иных источников пищи, не связанных непосредственно с хозяином. Скорее всего, симбионты потребляют органику, оседающую на поверхности тела иглокожих, включая детрит или микроскопические органические частицы. Это позволяет отнести исследованных факультативных эктосимбионтов к клептопаразитам, сохраняющим активность и перемещаемость на протяжении жизни моллюска.

6.1.2 Трофические связи в системе «облигатные эктосимбионты – иглокожие-хозяева»

Для оценки пищевых связей между облигатными эктосимбионтами и их хозяевами были проанализированы значения стабильных изотопов углерода и азота в мышечной ткани моллюсков *Echineulima mittrei* и в различных тканях морских ежей *Diadema setosum*. Все полученные данные по изотопному анализу демонстрировали нормальное распределение по тесту Колмогорова-Смирнова ($d = 0,093$, $p > 0,20$ для $\delta^{13}\text{C}$ и $d = 0,116$, $p > 0,20$ для $\delta^{15}\text{N}$). Используя однофакторную ANOVA, были обнаружены достоверные различия между тканями хозяев и их симбионтов как по $\delta^{13}\text{C}$ ($F(3, 36) = 5,865$, $p < 0,05$), так и по $\delta^{15}\text{N}$ ($F(3,$

36) = 94,315, $p < 0,05$). Гонады *Diadema setosum* были достоверно менее насыщены по $\delta^{15}\text{N}$, чем мышечная ткань Аристотелева фонаря, $3,91 \pm 0,75\text{‰}$ и $8,80 \pm 0,7\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Подобные достоверные различия были обнаружены и в значениях по углероду: ткани Аристотелева фонаря *D. setosum* были более насыщены, чем гонады этого вида: $-11,88 \pm 1,7\text{‰}$ и $-14,24 \pm 2,0\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$ (Рис. 8). Для исследованных моллюсков *Echineulima mittrei* мышечные ткани и самок, и самцов были одинаково насыщены по азоту: $5,94 \pm 0,6\text{‰}$ и $6,29 \pm 0,6\text{‰}$, соответственно, тест Тьюки (Tukey HSD test) при d.f. = 27, $p > 0,05$ (Рис. 8). Похожая картина была отмечена и для значений по углероду: ткани самок и самцов моллюски были $-14,91 \pm 1,6\text{‰}$ и $-14,44 \pm 1,8\text{‰}$, соответственно; различия были недостоверны, $p > 0,05$. Показатели насыщения тканей моллюсков азотом (среднее значение для обоих полов составило $6,13 \pm 0,6\text{‰}$) достоверно отличались от таковых для мышечных тканей Аристотелева фонаря и гонад хозяев *D. setosum*: $8,80 \pm 0,7\text{‰}$ и $3,91 \pm 0,75\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Значения насыщения по $\delta^{13}\text{C}$ тканей моллюсков составило $-14,66 \pm 1,7\text{‰}$, и были достоверно ниже показателей по углероду в тканях Аристотелева фонаря ($-11,88 \pm 1,7\text{‰}$ ($p < 0,01$)), но не имели достоверных отличий от тканей гонад морских ежей, $14,24 \pm 2,0\text{‰}$, $p > 0,05$.

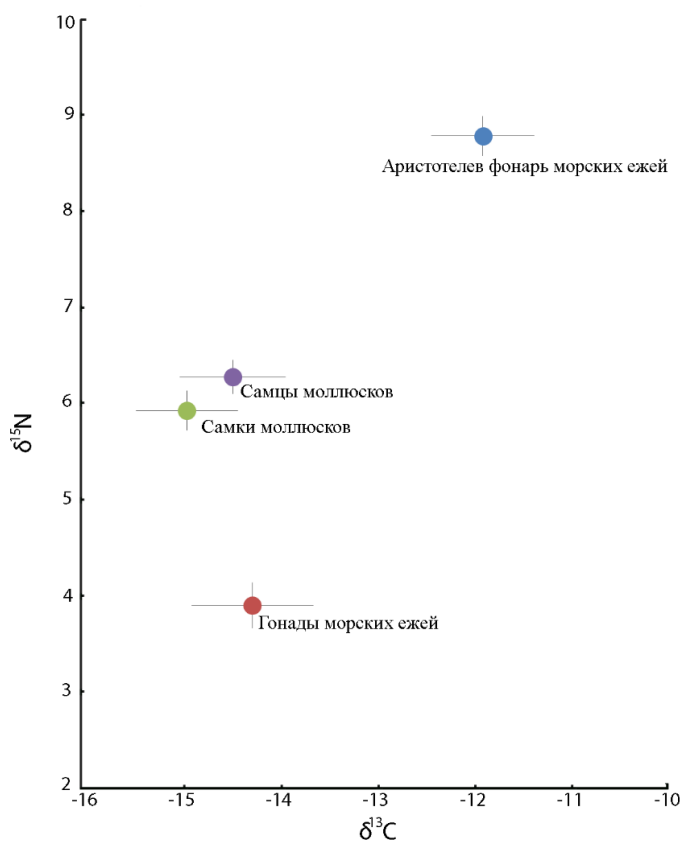


Рисунок 8. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ тканей *Echineulima mittrei* и органов их хозяев *Diadema setosum*. Отклонения: стандартная ошибка среднего (SEM).

Сравнение изотопных данных позволяет исключить гипотезу о клептопаразитизме или питания содержимым кишечника хозяев. Совпадение изотопных подписей моллюсков и гонад морских ежей, наряду с отсутствием совпадения с другими тканями, указывает на то, что основным источником питания симбионтов являются именно гонады. Обогащение по $\delta^{15}\text{N}$ в пределах $\sim 3\text{‰}$ соответствует типичной разнице между трофическими уровнями.

Несмотря на активность и потенциальную подвижность *Echineulima mittrei*, моллюски питаются исключительно за счет ресурсов хозяина. Отсутствие морфологических признаков привязанности к конкретной гонаде можно объяснить возможностью перемещения симбионтов между гонадами, особенно в условиях высокой плотности заселения.

Таким образом, полученные данные подтверждают, что *Echineulima mittrei* является специализированным облигатным эктосимбионтом, питающимся гонадами *Diadema setosum*. Изотопные характеристики демонстрируют высокую степень пищевой специфичности и свидетельствуют об устойчивой симбиотической связи, не связанной с повреждением других тканей хозяина.

6.1.3 Трофические связи в системе «галлообразующие эулимиды – иглокожие-хозяева»

Для оценки пищевых связей между третьей жизненной формой эулимид - галлообразователями (*Stilifer utinomii*, *S. variabilis*) и их морскими звездами-хозяевами (*Culcita novaeguineae*, *Linckia laevigata*) был также проведен анализ стабильных изотопов углерода и азота в мышечных тканях моллюсков и различных тканях хозяев (пищеварительная железа, гонады и амбулакральные ножки). По данным однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) выявлены значимые различия как по $\delta^{13}\text{C}$ ($F(3,33) = 17,629$, $p < 0,05$), так и по $\delta^{15}\text{N}$ ($F(7,33) = 18,141$, $p < 0,05$). Мышечные ткани моллюсков обоих видов *Stilifer* имели сходные средние значения по азоту, $9,2 \pm 0,4\text{‰}$, тест Тьюки HSD с d.f. = 33, $p > 0,05$. Среднее значение по углероду у *Stilifer utinomii* было ниже, чем у *Stilifer variabilis* ($-14,1 \pm 0,2\text{‰}$ и $-14,5 \pm 0,5\text{‰}$, соответственно), но различия были недостоверны, $p > 0,05$. Среднее насыщение $\delta^{15}\text{N}$ в мышцах *Stilifer variabilis* значительно отличалось от пищеварительных желез и гонад их хозяина *Culcita novaeguineae*: $9,2 \pm 0,4\text{‰}$, $7,6 \pm 0,5\text{‰}$ и $7,9 \pm 0,4\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Подобная картина была выявлена и по содержанию $\delta^{13}\text{C}$: у *Stilifer variabilis* этот показатель было выше, чем для пищеварительных желез и гонад *Culcita novaeguineae* ($-14,5 \pm 1,1\text{‰}$, $-18,3 \pm 1,5\text{‰}$ и $-17,0 \pm 1,3\text{‰}$, соответственно). Эти различия были статистически достоверными, $p < 0,01$. Среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ у *Stilifer variabilis* существенно не отличалось от такового у амбулакральных ножек *Culcita novaeguineae* - $9,8 \pm 0,9\text{‰}$, $p > 0,05$; как и средние значения $\delta^{13}\text{C}$ ($-14,7 \pm 0,9\text{‰}$, $p > 0,05$) (Рис. 9).

Среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ в мышцах *Stilifer utinomii* значительно отличалось от его содержания в пищеварительной железе и гонадах их хозяина *Linckia laevigata*: $9,2 \pm 0,4\text{‰}$, $7,4 \pm 0,2\text{‰}$ и $8,1 \pm 0,3\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Аналогично, среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ *Stilifer utinomii*, $-14,1 \pm 0,6\text{‰}$, было выше, чем в пищеварительной железе и гонадах *Linckia laevigata*, $-18,5 \pm 0,7\text{‰}$ и $-17,4 \pm 0,8\text{‰}$, соответственно. Эти различия были статистически значимыми, $p < 0,01$. Среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ в мышцах *Stilifer utinomii* существенно не отличалось от такового в амбулакральных ножках *L. laevigata*, $9,1 \pm 0,9\text{‰}$, $p > 0,05$; как и среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ ($-15,5 \pm 0,2\text{‰}$, $p > 0,05$). Амбулакральные ножки *Culcita novaeguineae* имели значительно более высокое среднее значение $\delta^{15}\text{N}$, чем гонады и пищеварительная железа этого вида, $9,8 \pm 0,9\text{‰}$, $7,9 \pm 0,4\text{‰}$ и $7,6 \pm 0,5\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Те же различия были обнаружены и для среднего $\delta^{13}\text{C}$: для амбулакральных ножек *Culcita novaeguineae* среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ было значительно выше, чем для гонад и пищеварительной железы этого вида: $-14,8 \pm 0,9\text{‰}$, $-17,0 \pm 1,3\text{‰}$ и $-18,3 \pm 1,5\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Амбулакральные ножки *Linckia laevigata* имели значительно более высокое среднее значение $\delta^{15}\text{N}$, чем пищеварительная железа этого вида: $9,0 \pm 0,3\text{‰}$ и $7,4 \pm 0,2\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ амбулакральных ножек *Linckia laevigata* было значительно выше, чем для пищеварительной железы: $-15,5 \pm 0,8\text{‰}$ и $-18,5 \pm 0,7\text{‰}$, соответственно, $p < 0,01$. Между амбулакральными ножками обоих видов иглокожих различия были незначительными как по $\delta^{15}\text{N}$, $p > 0,05$, так и по $\delta^{13}\text{C}$, $p > 0,05$ (Рис. 9).

Мышечные ткани обоих видов *Stilifer* имели сходные значения $\delta^{15}\text{N}$ ($\sim 9,2\text{‰}$), не отличаясь от амбулакральных ножек хозяев, но превышая значения в пищеварительных железах и гонадах. По $\delta^{13}\text{C}$ моллюски также были ближе к амбулакральным ножкам, чем к другим тканям. Эти результаты указывают на то, что основным источником питательных веществ служат соединения, циркулирующие в целомической полости морских звезд, которые в наибольшей степени отражаются в изотопном составе амбулакральных ножек.

Амбулакральные ножки, как показано ранее (Deudero et al., 2002; Parmentier & Das, 2004), являются индикатором общего метаболизма морских звезд, в отличие от гонад или пищеварительных желез, насыщенность которых тяжелыми изотопами зависит от липидного состава и физиологического состояния. Полученные различия по $\delta^{15}\text{N}$ между тканями подтверждают внутреннюю гетерогенность трофических сигнатур в теле одного хозяина.

Сравнение с литературными данными (Pinnegar et al., 2001; O'Grady, Dearing, 2006) показывает, что паразиты могут как обогащаться, так и обедняться по $\delta^{15}\text{N}$ в зависимости от потребляемых тканей и специфики метаболизма. В случае с *Stilifer* spp., превышение по $\delta^{15}\text{N}$ по отношению к гонадам и пищеварительным железам, но совпадение с амбулакральными ножками, указывает на то, что симбионты получают питательные вещества из общей циркуляции хозяина, а не питаются органами напрямую.

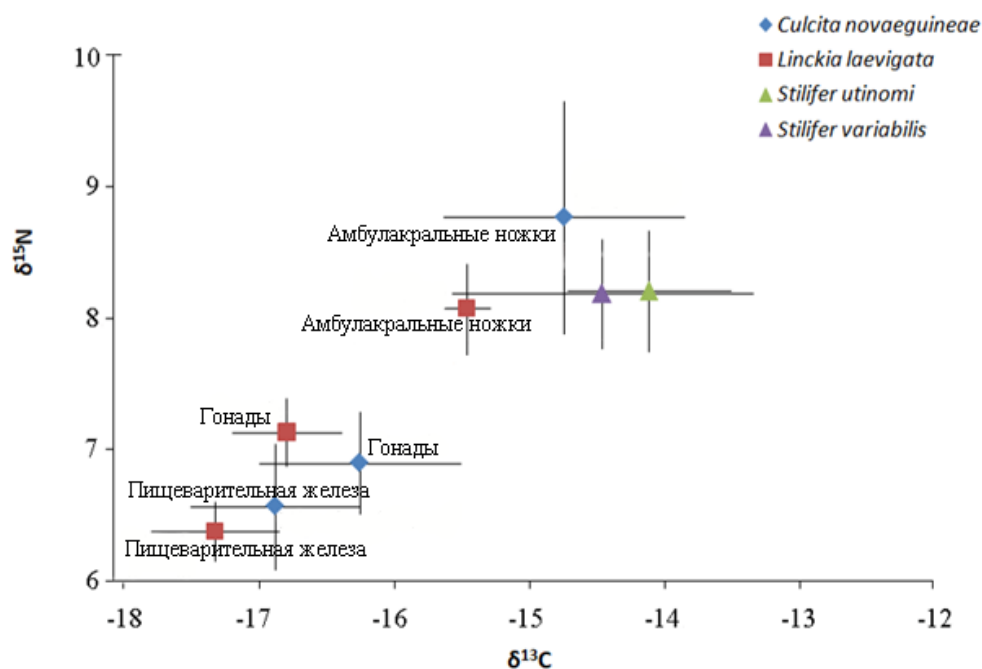


Рисунок 9. Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ и стандартные отклонения в мышечных тканях галлообразующих видов *Stilifer variabilis* и *Silifer utinomi*, а также органах их хозяев *Culcita novaeguineae* и *Linckia laevigata*. Отклонения: стандартная ошибка среднего (SEM).

Морфологические особенности рода *Stilifer*, такие как длинный хобот, глубоко проникающий в ткани морской звезды (Lützen, 1972), исторически интерпретировались как указание на паразитизм. Однако отсутствие изотопной подписи, характерной для потребления плотной ткани, позволяет предположить альтернативный механизм — поступление растворенных нутриентов из целомической полости без активного повреждения органов.

Аналогичные данные были получены для других галлообразующих эулимид (*Sabinella troglodytes*), питающихся веществами из игл морских ежей без проникновения в панцирь (Queiroz et al., 2017). Это подтверждает, что для многих эктосимбионтов характерна избирательность в выборе источника питания и стратегии минимального воздействия на хозяина.

В целом изотопный анализ свидетельствует о том, что галлообразующие моллюски *Stilifer* spp. питаются за счет трансциркуляторных компонентов из целомической полости морских звезд, не затрагивая внутренние органы. Такая стратегия позволяет им сохранять симбиотические отношения с минимальным повреждением тканей хозяина. Полученные результаты подчеркивают физиологическую адаптацию этих моллюсков к эндосимбиотическому образу жизни и дополняют общую картину эволюции трофических стратегий внутри семейства Eulimidae.

Раздел 6.2 посвящен анализу липидного и жирнокислотного профиля облигатных симбионтов (жизненные формы 2 и 3) и их хозяев. Полученные результаты позволяют оценить роль липидов в биохимических адаптациях эулимид к различным формам симбиотического взаимодействия.

6.2 Жирнокислотный анализ

Выявление эколого-биохимических адаптаций брюхоногих моллюсков, сопровождающих переход к симбиотическому образу жизни, является одной из ключевых задач данного исследования. Разные жизненные формы эулимид отличаются не только типом питания и морфологией, но и биохимическими характеристиками. Жирнокислотный анализ наравне с другими методами позволяет выявить общие и специфические черты симбиотических стратегий.

Биохимические исследования морских животных получили широкое распространение, однако большинство из них сосредоточено на адаптациях к условиям высоких широт. В то же время применение биохимических методов для изучения симбиотических сообществ в тропических экосистемах остается редкостью и открывает новые перспективы для выявления особенностей взаимодействия между симбионтами и их хозяевами. В настоящем исследовании впервые проведен анализ жирнокислотного состава в системе «эулимиды – иглокожие», позволивший охарактеризовать биохимические адаптации двух жизненных форм облигатных симбионтов – плотно прикрепленных и галлообразующих.

Для удобства сравнения между собой моллюсков-эулимид разных жизненных форм, но заселяющих один и тот же вид хозяина; а также моллюсков одинаковых жизненных форм, но с разных видов или классов хозяев, данная часть работы была разделена на три блока. Ниже представлены основные характеристики жирнокислотного состава тканей симбионтов и хозяев; подробный разбор отдельных семейств жирных кислот и компонентов приведен в основном тексте работы.

6.2.1 Морские звезды – облигатные эктосимбионты и галлообразователи

Общее содержание липидов варьировало от 7,55% у галлообразующего вида *Stilifer utinomii* и до 18,56% у эктосимбионтов *Thyca crystallina*, превышая таковые показатели хозяев (14,19%). У *T. crystallina* преобладали ТАГ (6,60%), ХС (2,81%) и ЭфХС (3,14%), у *S. utinomii* – фосфолипиды (2,77%). У морских звезд было зафиксировано высокое содержание ФХ (до 3,41%) (Рис. 10А, Б).

В жирнокислотном составе у всех видов преобладали МНЖК и ПНЖК (n-6), включая арахидоновую кислоту (20:4(n-6)): 14,61‰ у морских звезд, 10,07‰ у *S. utinomii*.

Индекс ее биосинтеза (20:4(n-6)/18:2(n-6)) варьировал от 11,75 у *L. laevigata* до 3,14 у *S. utinomii* (Рис. 10В).

ПНЖК 20:1(n-11) (зоопланктонный маркер) был выше у хозяев (10,49±0,39) по сравнению с симбионтами (8,02±0,27 – у *Thyca crystallina* и 8,07±0,76 – у *Stilifer utinomii*). Травоядность отражалась ПНЖК 18:1(n-9) и была выше у морских звезд, чем и у симбионтов (8,72±0,47; 4,28±0,33 и 4,08±0,7), а хищнический маркер 18:1(n-7) – наоборот, была в значительном количестве выявлена у обоих видов симбионтов (3,46±0,07; 4,21±0,65 и 3,96±0,29). ПНЖК 20:1(n-9), связанная с метаболизмом моллюсков, была выше у симбионтов. У хозяев зафиксировано больше ПНЖК (n-4) и (n-3), включая ЭПК (20:5(n-3)): 6,24±0,15 у морских звезд против 2,8±0,12 и 1,97±0,4 у симбионтов.

6.2.2 Морские звезды – галлообразующие эулимиды рода *Stilifer*

В системе «галлообразующие моллюски – морские звезды» у симбионтов зафиксировано более низкое содержание общих липидов по сравнению с хозяевами (7,55 и 8,33 против 13,57 и 13,80; рис. 11А). Содержание липидных классов было также ниже, за исключением повышенных уровней ТАГ у *Stilifer variabilis* (3,04) и ФЛ и ЭфХС у *S. utinomii* (2,77 и 1,70 соответственно; рис. 11Б). В ЖК-профилях вновь преобладали МНЖК и ПНЖК (n-6). Уровень арахидоновой кислоты (20:4(n-6)) составлял 14,61±0,73% у звезд и 10,07±2,24% у *S. utinomii*. Индекс ее биосинтеза: 11,75 и 3,14, соответственно (Рис. 11В). Также у симбионтов зафиксированы высокие уровни 18:1(n-7) – маркера хищного типа питания. Оба вида галлообразующих симбионтов характеризовались повышенным уровнем НЖК (до 41,07%) и ПНЖК (n-6) (Рис. 15В). Линолевая кислота была выше у симбионтов, арахидоновая – у морских звезд. Индекс 20:4(n-6)/18:2(n-6) был выше у хозяев (14,06–26,72) против 3,14–4,06 у симбионтов. ПНЖК 20:1(n-11) также была выше у морских звезд.

Индекс "травоядные/хищники" (18:1(n-9)/18:1(n-7)) – выше у хозяев (1,79 и 1,16 у хозяев, и 1,03 и 0,40 у симбионтов). ЭПК преобладала среди ПНЖК (n-3), ее концентрация у морских звезд превышала таковую у симбионтов (до 8,76±0,7 против 1,97±0,4 – 4,22±0,34 %). ДГК была на низком уровне у всех исследованных видов.

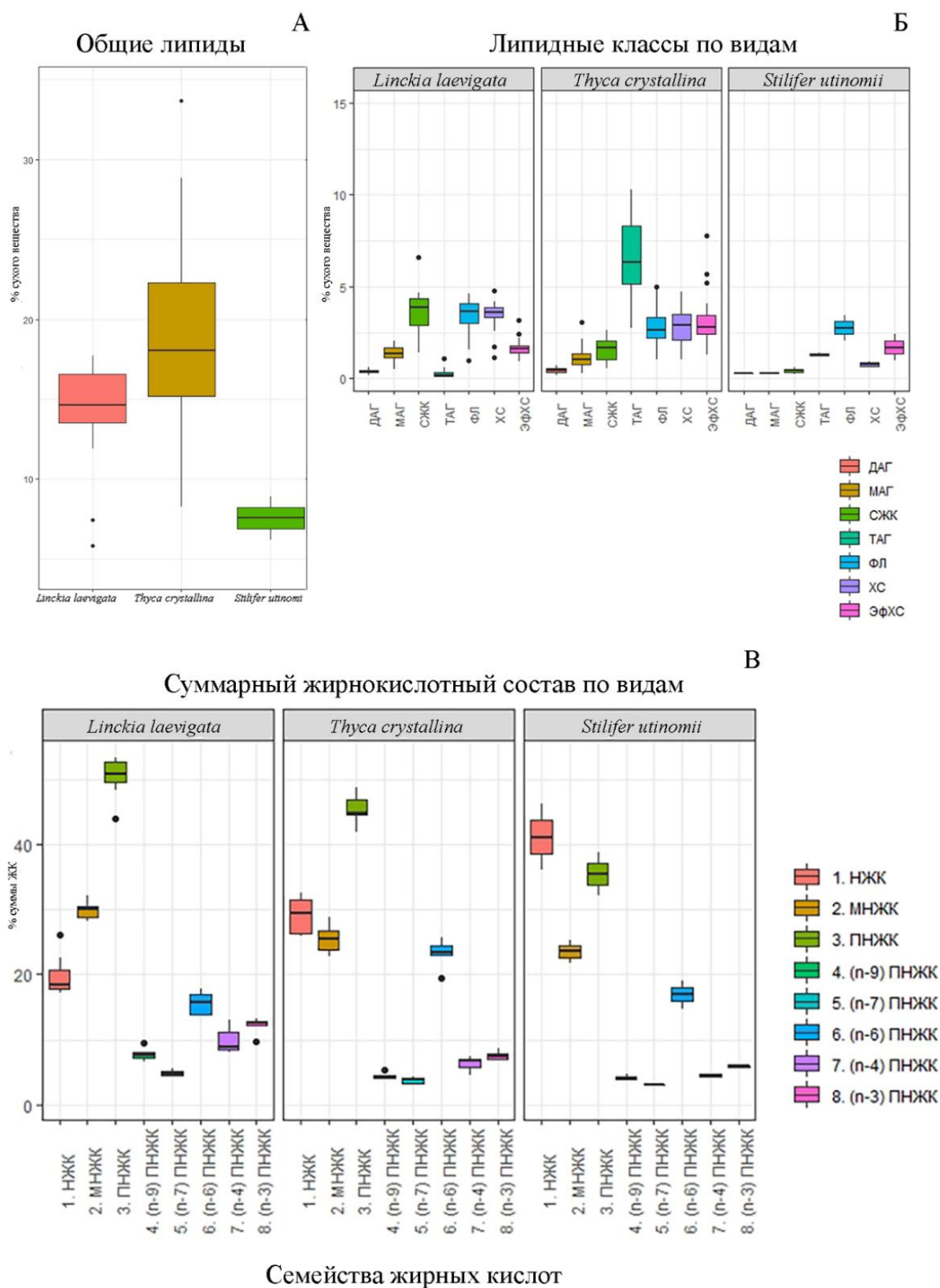


Рисунок 10. Жирнокислотный состав тканей морских звезд *Linckia laevigata* и их симбионтов: А – содержание общих липидов в тканях, Б – липидные классы, В – состав отдельных семейств жирных кислот.

6.2.3 Различные виды хозяев–облигатные эктосимбионты

Эулимиды *Echineulima mittrei* имели наибольшее содержание липидов в своих тканях (24,98%), чем их хозяева-морские ежи *Diadema setosum* (16,36%), так и симбионты морских звезд (6,39–18,56%) (Рис. 12А). ТАГ преобладали у *E. mittrei* и *D. setosum* (Рис. 12Б), но были минимальны у морских звезд. У всех наблюдались высокие уровни НЖК, МНЖК и ПНЖК (n-6) (Рис. 12В).

Линолевая кислота доминировала у эктосимбионтов *Thyca crystallina* (4,87‰), тогда как арахидоновая кислота была примерно одинакова у всех (12,93±0,88 и 14,61±0,73 – у морских звезд и их симбионтов, 12,28±0,29 и 13,83±0,52 – у морских ежей и их симбионтов). У морских звезд соотношение 20:4(n-6)/18:2(n-6) был почти в 4 раза выше, чем у симбионтов. У *E. mittrei* содержание ПНЖК (n-3) и ЭПК было выше, чем у других симбионтов, но сопоставимо с их хозяевами. ПНЖК 20:1(n-11) была выше у *E. mittrei* (3,6±0,21‰), чем у морских ежей (3,08±0,21), а у *T. crystallina* – наоборот (8,02±0,27 и 10,49±0,39). ПНЖК 20:1(n-9), характерной в целом для моллюсков, было выявлено больше у симбионтов морских звезд, чем у их хозяев (1,14±0,06 и 0,62±0,06); а у симбионтов морских ежей – наоборот (1,55±0,31 и 3,62±0,22).

Таким образом, исследованные эулимиды различались по содержанию и профилям липидов: эктосимбионты (*T. crystallina*, *E. mittrei*) накапливали больше липидов, особенно ТАГ, чем галлообразующие *Stilifer* spp.. У морских звезд липидов было больше, чем у галлообразующих симбионтов, но меньше, чем у эктосимбионтов. Морские ежи имели самые высокие показатели жирных кислот. Полученные различия отражают пищевые стратегии: *E. mittrei* питается гонадами, *T. crystallina* – амбулакральной жидкостью, *Stilifer* spp. – целомической жидкостью. У симбионтов наблюдался замедленный липидный обмен. Некоторые жирные кислоты служат маркерами образа жизни: высокий уровень МНЖК и низкое содержание n-3 ПНЖК (включая ЭПК и ДГК) указывает на тропическое происхождение. Преобладание ПНЖК (n-6), включая 20:4(n-6), а также вариации бактериальных маркеров (n-4, n-7, n-9) указывают на адаптации к типу симбиоза. Липидные и жирнокислотные профили отражают функциональные биохимические адаптации эулимид к разным стратегиям питания и типам симбиоза, подчеркивая ценность интеграции биохимических и морфо-экологических данных при изучении морских симбиотических систем. В отличие от анализа стабильных изотопов, отражающего интегральную трофическую позицию организма, жирнокислотный анализ позволяет выявлять более тонкие различия в источниках питания и путях усвоения веществ. В исследованных ассоциациях именно состав и соотношение жирных кислот продемонстрировали специфику трофических связей моллюсков-симбионтов с различными тканями хозяев и позволили более детально охарактеризовать степень их биохимической интеграции в симбиотическую систему.

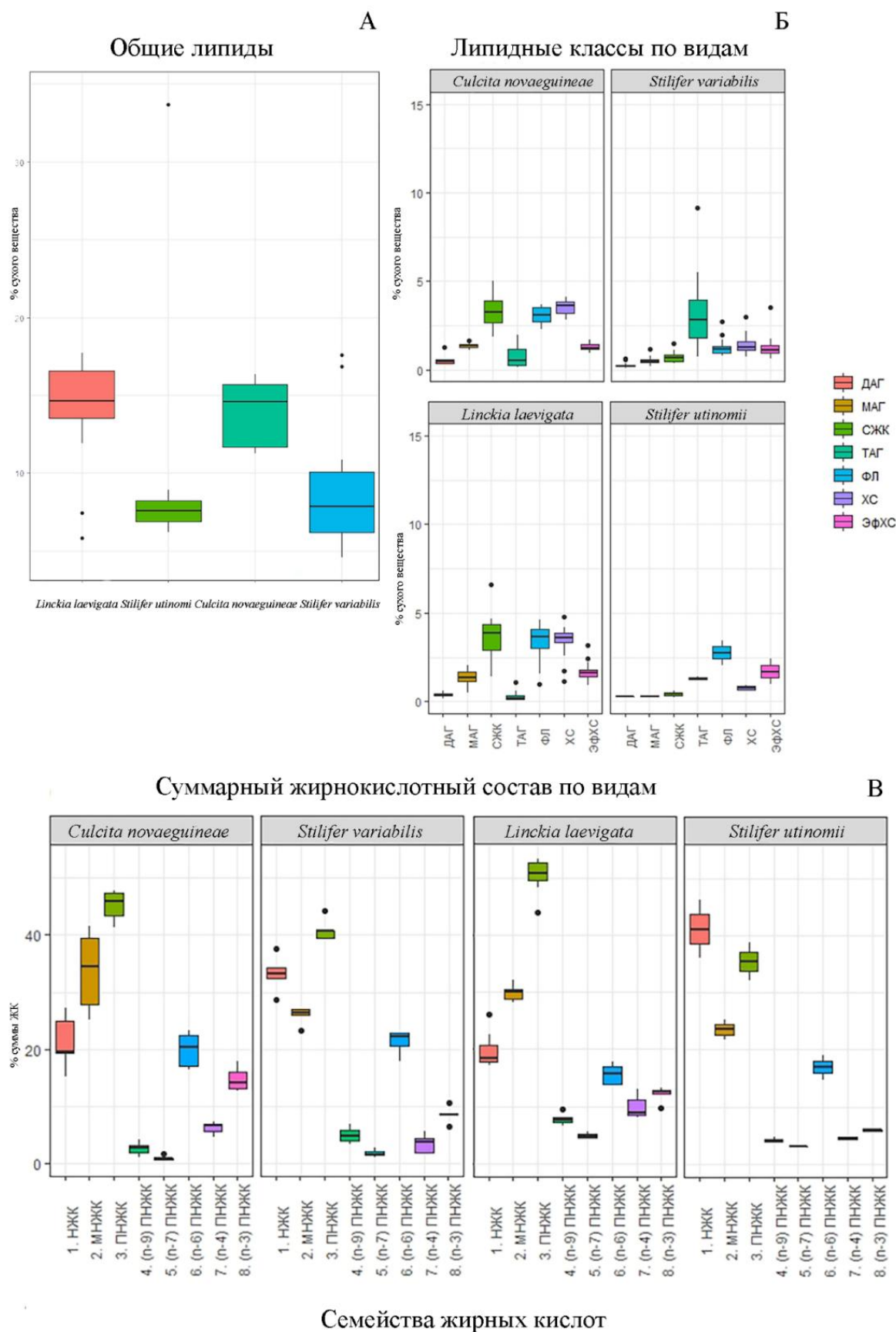


Рисунок 11. Жирнокислотный состав тканей галлообразующих симбионтов морских звезд и их хозяев: А – содержание общих липидов в тканях, Б – липидные классы, В – состав отдельных семейств жирных кислот.

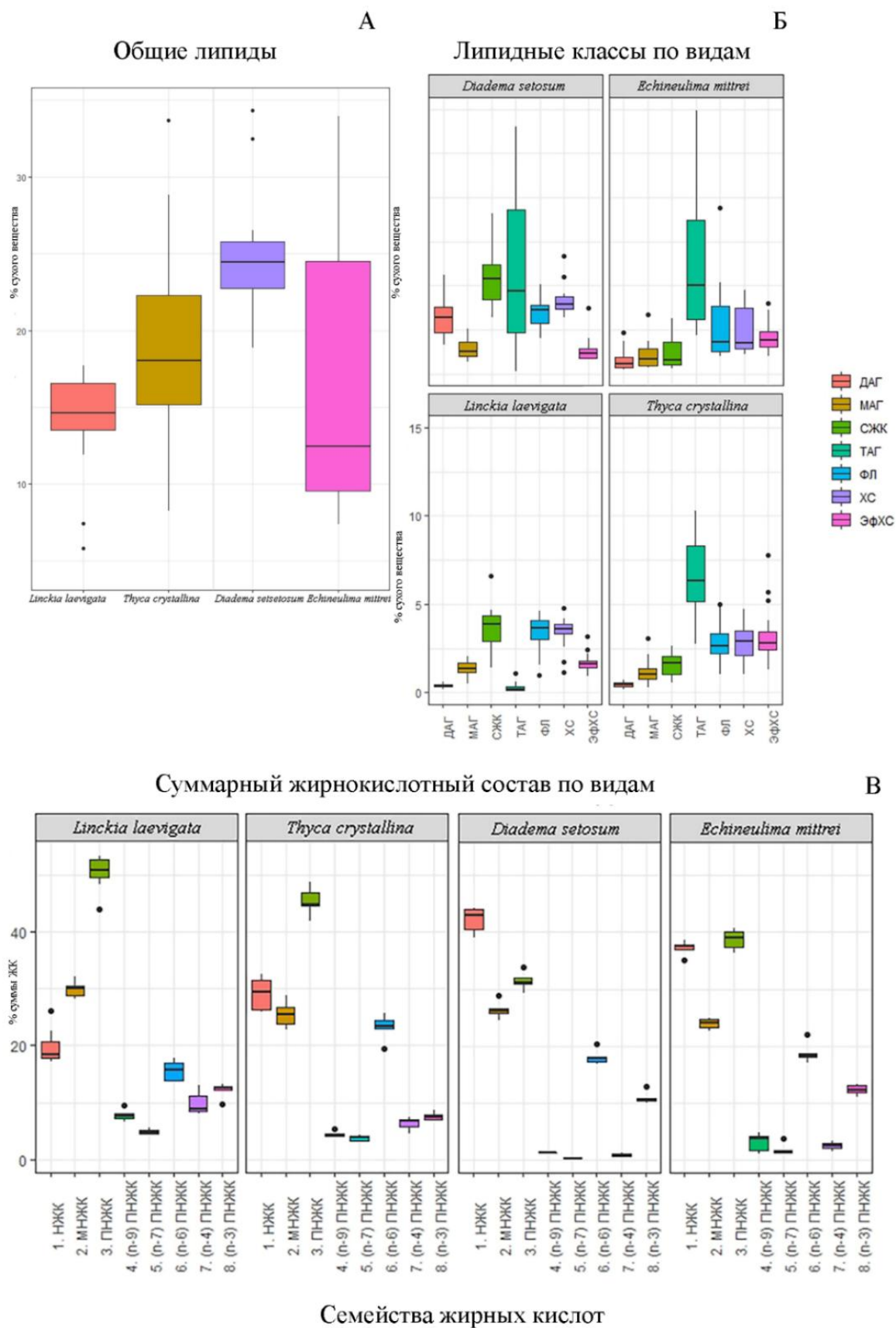


Рисунок 12. Жирнокислотный состав тканей облигатных эктосимбионтов и их хозяев: А – содержание общих липидов в тканях, Б – липидные классы, В – состав отдельных семейств жирных кислот.

Глава 7. Поведенческие адаптации моллюсков семейства Eulimidae: выбор и взаимодействие с хозяевами

Эулимиды расселяются на стадии личинки, развитие которой может происходить как по планктотрофному (с активным питанием в планктоне), так и по лецитотрофному (за счет запасов желтка, с сокращенной планктонной стадией) типу. После завершения метаморфоза и перехода особи к взрослой стадии наблюдаются существенные различия в ее подвижности в зависимости от жизненной формы: некоторые виды сохраняют способность к активному передвижению на теле хозяина в течение всей жизни, другие утрачивают ее вскоре после прикрепления к определенной зоне, обеспечивающей наилучшие условия для питания и защиты. Так, ювенильные особи *Thyca crystallina* (высотой раковины до 2 мм) обитают преимущественно на аборальной стороне морских звезд-хозяев, тогда как более крупные взрослые особи локализуются исключительно на оральной стороне, защищенной и менее подверженной механическому воздействию. Это распределение обусловлено особенностями строения хобота, который у представителей рода *Thyca* не способен проникать глубоко в ткани, что делает стабильный доступ к поверхностным тканям критически важным для питания.

Впервые установлено, что у галлообразующих форм, таких как *Stilifer*, наблюдается противоположная пространственная тенденция: взрослые моллюски обычно локализуются на аборальной стороне, где формируются галлы, тогда как случаи их присутствия на оральной стороне крайне редки. Подобная закономерность распределения, вероятно, отражает различия в способах питания, степени проникновения в ткани хозяев и уровне защиты различных участков тела. Сходные пространственные предпочтения описаны и для эндосимбиотических форм, что подтверждается литературными источниками.

Настоящая глава посвящена поведенческим адаптациям, характерным для подвижных представителей эулимид – факультативных эктосимбионтов, сохраняющих возможность перемещения по телу хозяина и даже покидания его в течение жизненного цикла. Несмотря на значимость таких взаимодействий для экосистем, поведенческие аспекты, включая выбор хозяина, локализацию и механизмы питания, до настоящего времени изучены крайне слабо. Имеющиеся в литературе сведения ограничиваются данными о плотности заселения, распределении моллюсков на теле хозяев и видовой структуре симбиотических ассоциаций в отдельных районах.

Представленный в работе анализ позволяет рассмотреть эти взаимодействия на более глубоком уровне – с учетом индивидуального поведения моллюсков, их пространственной ориентации и реакций на хозяев. Показано, что для достоверной интерпретации образа жизни и стратегии взаимодействия моллюсков с хозяевами недостаточно информации только о внешней морфологии. Экспериментальные данные, в том числе по реакциям распознавания хозяев (например, у эктосимбионтов морских лилий),

указывают на низкую двигательную активность, но оставляют открытым вопрос о видовой специфичности в выборе хозяев. В данной главе обобщены имеющиеся сведения и представлены новые данные, позволяющие лучше понять поведенческие механизмы симбиоза у эулимид.

В разделе 7.1 приведены результаты исследования локализации и заселенности эктосимбиотических моллюсков семейства Eulimidae на иглокожих-хозяевах (морских лилиях и морских звездах). На основе подводных наблюдений и лабораторных экспериментов установлено, что *Annulobalcis albus* преимущественно локализуется на циррах морской лилии *Anneissia benetti*, тогда как *A. vinarius* не проявляет строгой локализационной приуроченности и активно перемещается по поверхности хозяина. Показано, что взрослые *Thyca crystallina* обитают преимущественно на оральной стороне морских звезд *Linckia laevigata*, тогда как молодые особи встречаются только на аборальной стороне, что свидетельствует о смене локализации в ходе онтогенеза.

Установлено, что заселение *T. crystallina* носит агрегированный характер, а экстенсивность заселения возрастает с увеличением размеров хозяев и в осенний период достигает 100% исследованных морских звезд. Интенсивность заселения увеличивается с 2,57 особей на хозяина весной до 5,6 осенью. Показано, что *A. albus* способен образовывать скопления до 11–14 особей на одном хозяине, тогда как *A. vinarius* обычно встречается поодиночке или небольшими группами. Выявлены различия в стратегиях заселения массовых видов эулимид, признаки возможной межвидовой конкуренции, а также случаи морфологических изменений у хозяев, вызываемых отдельными видами симбионтов. Подробное описание предпочтительной локализации и оценки параметров заселения иглокожих массовыми видами эулимид приведены в основном тексте работы.

В разделе 7.2 представлены результаты лабораторных экспериментов по выявлению хеморецепторной активности у массовых видов симбиотических брюхоногих моллюсков, относящихся к жизненной форме факультативных эктосимбионтов.

7.2 Поиск и выбор хозяина факультативными эктосимбиотическими эулимидами

Для изучения хеморецепторных реакций у симбионтов и выявления влияния метаболитов морских лилий на реакцию распознавания хозяев были проведены аквариумные эксперименты с Y-трубкой. В тестах участвовали три вида симбионтов из рода *Annulobalcis*: *Annulobalcis albus* (видоспецифичен по отношению к хозяевам), *Annulobalcis maculatus* (видоспецифичен по отношению к хозяевам) и *Annulobalcis vinarius* (не видоспецифичен по отношению к хозяевам и отмечен как минимум на 6 видах морских лилий).

В результате данных экспериментов моллюски вида *Annulobalcis albus* проявили слабую активность в выборе воды от хозяина (морские лилии *Anneissia benetti*). Несмотря

на отсутствие статистической поддержки ($p = 0,15$), моллюски выбирали воду из аквариума с хозяевами в два раза чаще, чем воду из аквариума без хозяев. Результаты двух других экспериментальных серий показали, что *Annulobalcis albus* избегали воду из аквариума с морскими лилиями – не хозяевами ($p = 0,0004$), а при выборе морских лилий предпочитали воду из аквариума с хозяином (несмотря на отсутствие достоверности результата, $p = 0,064$) (Табл. 2).

Таблица 2. Серии экспериментов с Y-трубкой для вида *Annulobalcis albus*.

Рукав Y-трубки		Число повторов	«Нулевой результат»	Результаты		Р (вероятность равного выбора)
Вариант а	Вариант б			Вариант а	Вариант б	
Вода*	<i>Anneissia bennetti</i> **	40	16	8	16	0,15
Вода*	<i>Himerometra robustipinna</i> ***	33	10	20	3	0,0004
<i>Anneissia bennetti</i> **	<i>Himerometra robustipinna</i> ***	30	11	14	5	0,064

Примечание: * – вода из аквариума без морских лилий, ** – вода из аквариума с морскими лилиями–хозяевами, *** - вода из аквариума с морскими лилиями–не хозяевами.

Другой исследованный вид симбионтов – *Annulobalcis vinarius* – в экспериментах с Y-трубкой продемонстрировал явное предпочтение воды из аквариума с видом-хозяином. В серии с чистой морской водой и водой из аквариума с видом-хозяином (*Himerometra robustipinna*) вероятность равного выбора составила 0,11, а в двух других сериях с вторичным хозяином (*Comatella nigra*) вероятность была низкой (0,02 и 0,001) (Табл. 3). В серии с *Stephanometra tenuipinna* – видом морских лилий, на котором *Annulobalcis vinarius* был найден в нескольких случаях, вероятность была почти такой же (0,03). Эти результаты свидетельствуют о явном предпочтении вида *Himerometra robustipinna* по сравнению с другими видами хозяев этого вида симбионтов. Моллюски статистически достоверно избегали вторичных видов хозяев-морских лилий, предпочитая их основному хозяину.

Для третьего исследованного вида эулимид – *Anulobalcis maculatus* – наблюдалась та же ситуация, что и для *Annulobalcis albus*. Этот моллюск проявил слабую активность в выборе своего хозяина (морские лилии вида *Comatella nigra*) ($p = 0,21$). Однако он избегал морскую лилию-не хозяина (*Himerometra robustipinna*) ($p = 0,052$), предпочитая *Comatella nigra* по сравнению с *Himerometra robustipinna* ($p = 0,017$) (Табл. 4).

Таблица 3. Серии экспериментов с Y-трубкой для вида *Annulobalcis vinarius*.

Рукав Y-трубки		Число повторов	«Нулевой результат»	Результаты		Р (вероятность равного выбора)
Вариант а	Вариант б			Вариант а	Вариант б	
Вода*	<i>Himerometra robustipinna</i> **	35	10	8	17	0,11
Вода*	<i>Comatella nigra</i> ***	30	6	18	6	0,02
<i>Himerometra robustipinna</i> **	<i>Comatella nigra</i> ***	35	7	23	5	0,001
<i>Himerometra robustipinna</i> **	<i>Stephanometra tenuipinna</i> ***	30	7	17	6	0,03

Примечание: * – вода из аквариума без морских лилий, ** – вода из аквариума с морскими лилиями–хозяевами, *** - вода из аквариума с морскими лилиями–не хозяевами.

Таблица 4. Серии экспериментов с Y-трубкой для вида *Annulobalcis maculatus*.

Рукав Y-трубки		Число повторов	«Нулевой результат»	Результаты		Р (вероятность равного выбора)
Вариант а	Вариант б			Вариант а	Вариант б	
Вода*	<i>Comatella nigra</i> **	30	7	8	15	0,21
Вода*	<i>Himerometra robustipinna</i> ***	30	8	16	6	0,052
<i>Comatella nigra</i> **	<i>Himerometra robustipinna</i> ***	30	8	17	5	0,017

Примечание: * – вода из аквариума без морских лилий, ** – вода из аквариума с морскими лилиями–хозяевами, *** - вода из аквариума с морскими лилиями–не хозяевами.

Проведенные эксперименты показали слабую реакцию эулимид на химические сигналы хозяев – морских лилий. Вода из аквариумов с хозяевами выбиралась моллюсками лишь в половине случаев, включая эксперименты с нулевой реакцией. Для сравнения: полихета *Arctonoe fragilis* в аналогичных тестах демонстрировала выбор в 94,5 % случаев (Davenport, 1957). Если исключить «нулевые» ответы, эулимида все же вдвое чаще выбирали воду с хозяевами, чем чистую, и избегали воды с нехозяевами, что указывает на возможную роль отпугивающих веществ, выделяемых некоторыми видами морских лилий.

Нами была установлена видоспецифичность симбионтов. *Annulobalcis albus* и *A. maculatus* были строго связаны с одним видом хозяина, тогда как *A. vinarius* проявлял предпочтение к *Himerometra robustipinna*, несмотря на способность заселять и другие виды (возможно, как резервные). Предпочтение может быть связано с химической совместимостью и криптической окраской, совпадающей с цветом основного хозяина. Полученные данные не подтверждают гипотезу о слабом распознавании хозяев, а скорее свидетельствуют о слабой зависимости моллюсков от конкретных видов-хозяев. Эулимиды способны перемещаться в поисках новых хозяев, что подтверждается быстрым повторным заселением морских лилий после их очистки. Свободноживущие формы в природе не регистрировались, но их существование вполне возможно.

В заключении данной главы можно констатировать, что у взрослых особей большинства видов эулимид поисковое поведение развито слабо, что обусловлено их облигатно-симбиотическим образом жизни и тесной связью с хозяином. Основная функция расселения у этих видов возложена на личиночную стадию. В то же время в семействе преобладает (и является более многочисленной) группа факультативных эктосимбионтов, у которых вклад в расселение вносят как личинки, так и взрослые моллюски.

Раздел 7.3 включает результаты небольшого лабораторного эксперимента по анализу состояния иглокожего-хозяина, заселенного галлообразующим видом эулимид в зависимости от изменения абиотических факторов окружающей среды.

7.3 Нарушение симбиотической ассоциации в стрессовой ситуации

Исследование симбиотических ассоциаций между моллюсками и иглокожими, разумеется, можно рассматривать также «со стороны хозяина». В мировой литературе не найдена информация о реакциях стресса со стороны иглокожих-хозяев, несмотря на активное заселение их различными видами симбионтов.

В ходе наблюдений за иглокожими в естественных условиях обитания (Южно-Китайское море, залив Нячанг) обнаружено необычное явление отторжения галлообразующих симбиотических брюхоногих моллюсков *Stilifer variabilis* тканями хозяина-морской звезды *Culcita novaeguineae*. С целью установить причину подобного явления был поставлен небольшой эксперимент в аквариуме. Морские звезды *Culcita novaeguineae*, заселенные брюхоногими моллюсками *Stilifer variabilis*, содержались в течение 10 дней в аквариумах с отсутствием аэрации и постепенным повышением температуры воды. По истечению срока проведения эксперимента было зафиксировано нетипичное поведение галлообразующих симбиотических брюхоногих моллюсков: макушки раковин начинали сильнее выступать из поверхности тела хозяина, а в некоторых случаях было отмечено внезапное выметывание яйцевых капсул симбионтами. Однако, в

отличие от полевых наблюдений, моллюски-симбионты сохраняли свою жизнеспособность до конца эксперимента.

Заключение

В ходе выполнения работы получены новые данные о разнообразии, морфологических, трофических, биохимических и поведенческих адаптациях симбиотических брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae в прибрежных водах Вьетнама. Исследование выполнено на основе использования целого ряда методических подходов: фаунистических, морфологических, молекулярно-генетических, изотопных, биохимических и экспериментальных.

В водах Вьетнама выявлено высокое видовое разнообразие эулимид, ассоциированных с представителями всех современных классов иглокожих. Значительная часть видов-симбионтов зарегистрирована в регионе впервые и для них установлены хозяева, что существенно расширяет представления о разнообразии, распространении и экологии симбиотических брюхоногих моллюсков в Индо-Вест Пацифике.

На основании совокупности морфологических, экологических и поведенческих признаков выделены четыре жизненные формы моллюсков семейства Eulimidae: факультативные и облигатные эктосимбионты, галлообразующие формы и эндосимбионты. Показано, что данные жизненные формы отражают последовательное эволюционное усиление степени морфофизиологической специализации к симбиотическому образу жизни.

Молекулярно-генетический анализ выявил корреляцию между филогенетической близостью видов эулимид и их специализацией к определенным классам иглокожих. Полученные данные подтверждают эволюционный тренд от факультативного к облигатному симбиозу, сопровождающийся направленными преобразованиями строения переднего отдела пищеварительной системы и усилением зависимости от хозяина.

Анализ стабильных изотопов углерода и азота позволил установить различия в стратегиях питания между жизненными формами эулимид. Впервые показано, что факультативные эктосимбионты используют пищевые частицы с поверхности тела хозяев, облигатные формы питаются тканями иглокожих, а галлообразующие виды извлекают питательные вещества из целомической жидкости.

Биохимический анализ жирнокислотного состава тканей моллюсков-симбионтов и их хозяев выявил специфические особенности липидного метаболизма у представителей семейства Eulimidae. Установлена более высокая метаболическая активность симбионтов по сравнению с иглокожими, что отражает наличие биохимических адаптаций к симбиотическому образу жизни.

Экспериментальные исследования поведенческих реакций факультативных эктосимбионтов показали слабую специфичность при распознавании хозяев и ограниченную роль хеморецепции, что указывает на преобладание экологических и пространственных факторов в формировании симбиотических ассоциаций.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что различные жизненные формы эулимид вовлечены в функционирование донных экосистем на разных трофических уровнях. Факультативные формы перераспределяют органическое вещество, перехватывая пищевые частицы с поверхности хозяев, тогда как облигатные и галлообразующие виды используют ресурсы тканей и внутренних жидкостей иглокожих. Таким образом, симбиотические ассоциации «иглокожие – эулимиды» формируют дополнительные каналы перераспределения органического вещества и энергии и могут оказывать влияние на трофическую структуру бентосных сообществ.

Таким образом, результаты работы расширяют представления о многоуровневых адаптациях брюхоногих моллюсков к симбиозу с иглокожими, демонстрируют связь между жизненной формой, трофической стратегией и степенью морфофизиологической специализации и вносят вклад в изучение эволюции симбиотических систем и структуры и особенностей функционирования донных экосистем тропических морей.

ВЫВОДЫ

1. В водах Вьетнама выявлено 33 вида брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae, ассоциированных с представителями всех ныне живущих классов иглокожих. Четыре вида описаны как новые для науки, 31 впервые зарегистрированы для Вьетнама, а для 20 видов установлены ранее неизвестные хозяева.
2. На основе морфологических, эколого-биохимических, молекулярно-генетических и поведенческих данных для брюхоногих моллюсков-симбионтов выделены четыре жизненные формы: факультативные эктосимбионты, облигатные эктосимбионты, галлообразующие виды и эндосимбионты.
3. Установлена узкая специализация генетически близких групп видов Eulimidae к симбиозу с представителями конкретных классов типа иглокожих (морские лилии, морские звезды, морские ежи, голотурии и офиуры).
4. На основании анализа строения переднего отдела пищеварительной системы впервые продемонстрирована общая эволюционная тенденция в пределах группы: переход от малоспецифического факультативного эктосимбиоза через облигатные формы к образованию галл, что является узко специализированной и высоко адаптированной жизненной стратегией.
5. С помощью анализа стабильных изотопов и жирных кислот впервые удалось описать трофические стратегии разных жизненных форм Eulimidae: от использования пищевых

- частиц с поверхности хозяев у факультативных форм до питания тканями и внутренними жидкостями иглокожих у облигатных и галлообразующих видов.
6. Биохимический анализ липидного и жирнокислотного состава тканей брюхоногих моллюсков и их хозяев, а также путей преобразования линолевой кислоты в арахидоновую, выявили специфические особенности метаболизма Eulimidae среди моллюсков в целом и их более высокую метаболическую активность по сравнению с иглокожими, отражающую биохимические адаптации к симбиозу.
 7. Высокая подвижность и низкая степень специфичности к хозяину у факультативных симбионтов обусловлены слабой реакцией на его химические сигналы в экспериментальных условиях, что может свидетельствовать о потенциально более широком спектре хозяев у представителей семейства Eulimidae.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Dgebuadze P.Yu., Kantor Yu.I. Eulimidae (Gastropoda, Ptenoglossa) of Nhatrang Bay. In Britayev T.A., Pavlov D.S. (Eds.). *Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam*. 2012. Vol. 2. Moscow, KMK: 123-141.
2. Dgebuadze P.Yu., Fedosov A.E., Kantor Yu.I. Host specificity and radiation of parasitic gastropods *Annulobalcis* (Gastropoda, Eulimidae) from crinoids in Vietnam, with descriptions of 4 new species // *Zoosystema*, 2012. Vol. 34(1): 139-155.
3. Dgebuadze P.Yu., Mehova E.S., Britayev T.A. Recolonization of the *Himerometra robustipinna* (Himerometridae, Crinoidea) by macrosymbionts: an in situ experiment // *Symbiosis*, 2012. Vol. 58: 253-258.
4. Britayev T.A., Bratova O.A., Dgebuadze P.Yu. Symbiotic assemblage associated with the tropical sea urchin, *Salmacis bicolor* (Echinoidea: Temnopleuridae) in the An Thoi archipelago, Vietnam // *Symbiosis*, 2013. Vol. 61: 155-161.
5. Дгебуадзе П.Ю. Симбиоз брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae (Gastropoda) и иглокожих (Echinodermata) // *Поволжский экологический журнал*, 2014. №4: 480-488.
6. Тинькова Т.В., Касумян А.О., Дгебуадзе, П.Ю., Оань Л.Т.К, Бритаев Т.А. Детеррентность морских лилий (Comatulida) южного Вьетнама для помацентровой рыбы *Abudefduf vaigiensis* // *Доклады Академии Наук*, 2014, Т. 456 №3: 370-373.
7. Mekhova E.S., Dgebuadze P.Y., Mikheev V.N., Britayev T.A. Colonization of depopulated crinoids by symbionts: who comes from the bottom and who from the water column? // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2015. Vol. 95(8): 1607-16012
8. Dgebuadze P.Y., Kantor Y.I. The preference of symbiotic *Annulobalcis* gastropods (Eulimidae) for their crinoid hosts // *Symbiosis*, 2016. 68(1-3). P. 109-114.
9. Дгебуадзе П.Ю., Мехова Е.С. Некоторые особенности взаимодействия брюхоногих моллюсков-симбионтов иглокожих // *Труды КарНЦ РАН, серия Исследования в области биологических наук*, 2018. №4: 36-42.
10. Dgebuadze P.Yu., Deart Yu.V., Quyet D.H. First record of eulimids on brittle stars from Spratly Islands // *Symbiosis*, 2020. 81: 201-205.

11. Dgebuadze P.Yu., Mekhova E.S., Thanh N.T.N., Zalota A.K. Diet relationships between parasitic gastropods *Echineulima mittrei* (Gastropoda: Eulimidae) and sea urchin *Diadema setosum* (Echinoidea: Diadematidae) hosts // Marine Biology, 2020. 167:150
12. Mekhova E.S., Dgebuadze P.Yu. Trophic interactions between gall-forming molluscs *Stilifer* spp. (Gastropoda: Eulimidae) and their hosts (Echinodermata) // Ruthenica, 2020. 30(4):195-202.
13. Kasumyan A., Isaeva O., Dgebuadze P., Mekhova E., Oanh L.T.K., Britayev T. Comatulids (Crinoidea, Comatulida) chemically defend against coral fish by themselves, without assistance from their symbionts // Scientific Reports, 2020. Vol. 10(1).
14. Murzina S.A., Dgebuadze P.Y., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Mekhova E.S., Thanh N.T.H. Lipids and fatty acids of the gonads of sea urchin *Diadema setosum* (Echinodermata) From the Coastal Area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam // European Journal of Lipid Science and Technology, 2021. 123, 2000321.
15. Obukhova E.S., Rozhina A.M., Voronin V.P., Dgebuadze P.Y., Murzina S.A. Antimicrobial Activity of Lipid Extracts of Echinoderms in the Nhatrang Bay (South China Sea) // Doklady Biochemistry and Biophysics, 2022. Vol. 503(1): 59-66.
16. Dgebuadze P.Y., Mekhova E.S., Zuev A.G., Zalota A.K. Kleptoparasitism may be an additional or exclusive feeding mode in symbiotic associations of gastropods and echinoderms // Marine Biology, 2022. 169(11): 142.
17. Dgebuadze P.Y., Voronin V.P., Mekhova E.S., Pekkoeva S.N., Murzina S.A. First data on lipids and fatty acids composition in the tropical parasitic system between molluscs and echinoderms // Symbiosis, 2022. 87(3): 281-291.
18. Dgebuadze P.Y., Mekhova E.S., Zvonareva S.S. Biodiversity of symbiotic gastropods (Mollusca, Eulimidae) in Vietnamese waters barcoded // Molluscan Research, 2024. 44(4): 335-357.
19. Dgebuadze P.Y., Bratova O.A., Ivanenko V.N., Thanh N.T.H., Britayev T.A. Are the symbiont faunas of the venomous echinoids *Toxopneustes pileolus* and *Tripneustes gratilla* (Echinoidea, Toxopneustidae) similar? // Symbiosis, 2024. 93: 285-296.
20. Dgebuadze P.Y., Saidova A.A., Saidov D.M. Morphological and functional adaptations of *Thyca crystallina* in its parasitic symbiosis with *Linckia laevigata* // Symbiosis, 2026. 98: 45-53.

Публикации в других изданиях

21. Дгебуадзе П.Ю., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Саидова А.А. Трофические отношения в симбиотических системах на примере брюхоногих моллюсков и иглокожих // Труды VIII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU 2019)» Том II (III). Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2020, 518 с., ISBN 978-5-6042986-0-2. С. 286-290.
22. Дгебуадзе П.Ю., Мехова Е.С. Адаптивный трейдофф при переходе от факультативного к облигатному симбиозу у брюхоногих моллюсков // Труды XII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU 2023)», Том III (IV). Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2024, 666 с., ISBN 978-5-60492903-6-3. С. 27-33.